ISSN 0006–8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 75

12

ДЕКАБРЬ

„НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

УДК 582.26 (282.247.11)
© 1990

М. В. Гецен

ВОДОРОСЛИ КАК КОНСТИТУЦИОННАЯ ОСНОВА ЖИЗНИ ВЫСОКОШИРОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ

M. V. GETSEN. ALGAE AS CONSTITUTIONAL BASIS OF LIFE OF HIGH LATITUDINAL ECOSYSTEMS

Особенности структурно-функциональных показателей альгофлоры в водоемах и почвах Большеземельской тундры привели нас к выводу, что тундра как особая ландшафтная единица могла возникнуть только при активном участии водорослей. Видовое богатство растительного покрова тундр определяют споровые растения. Среди них наиболее разнообразны водоросли. Оценен вклад водорослей в создание органического вещества тундровых водоемов и почв. Вскрыта ведущая роль споровых растений в установлении ими на трофической основе (через азотфиксирующие водоросли) ценотических связей с различными компонентами тундровых фитоценозов.

Название этого обзора принадлежит М. М. Голлербаху. В нем он выразил свой взгляд на проведенный нами анализ роли микроскопических водорослей в экосистемах Большеземельской тундры при изучении сложнейшего процесса формирования тундры как ландшафтной единицы. М. М. Голлербах считал, что «именно комплексный подход к проблеме и изучение водорослей в многообразных местах поселения и в различных аспектах их экологии и физиологии позволяет показать, что без водорослей в экстремальных условиях Крайнего Севера не было бы тундры как своеобразного биома. . . Будучи первым звеном в изначальных пищевых цепях биотопов, будучи способными жить и активно функционировать в крайних условиях дефицита азота и низких температур водоросли сами создают здесь условия для жизни других растительных, а вслед за ними и животных организмов и тем самым формируют своеобразные экосистемы, создающие тундру. В общей форме идея о роли водорослей как пионеров растительности не нова, и указанный механизм пищевых цепей работает в любых условиях, но в данном случае применительно к тундре мы имеем крупномасштабное явление самого возникновения сложной биоты в экстремальных природных условиях, вообще немыслимое без участия водорослей».[1]

Проиллюстрируем это положение на опыте совместного изучения водорослей в водоемах и почвах Большеземельской тундры. К настоящему времени в этом регионе завершен экстенсивный этап сравнительного изучения состава и жизнедеятельности водорослей в чистых и измененных человеком водоемах и почвах южных кустарниковых тундр. Результаты оценены с учетом сведений о водорослях на территории высокоширотных стационаров, сеть которых создана в СССР и за рубежом за годы Международной биологической программы. Какое же место принадлежит водорослям в сложении экосистем на Крайнем Севере?

Структурные показатели. Прежде всего следует признать ведущее положение водорослей по видовому разнообразию в структуре растительного покрова тундр. На обследованных территориях востока Большеземельской тундры видовой состав водорослей превышает таковой цветковых и сосудистых растений (около 500 видов, Ребристая, 1977) более чем вдвое, а вместе с другими группами споровых растений — до 3.5 раз. Преобладание в тундрах «спорового комплекса» (по Б. А. Тихомирову) расценивается как зональная черта флоры (а также и фауны) высоких широт. Для нашего региона эти сведения были приведены нами впервые (Гецен, 1983, 1985).

---

[1] Из стенограммы выступления на заседании Ученого совета БИН АН СССР 11 ноября 1987 г.

Для востока Большеземельской тундры сводный список водорослей включает около 1300 таксонов различного ранга, в том числе около 1000 видов в водоемах, около 200 — почвах (Гецен, 1985). С зональных позиций оценена систематическая структура выявленного состава. Она отчетливо несет на себе черты северных флор. Весь север и Арктику в целом отличают следующие показатели: в водоемах таксономически главенствуют диатомовые и зеленые — 70 % сводного списка (соответственно 482 и 349 таксонов с включением разновидностей и форм), в почвах — экологически близкие зеленые и желтозеленые — 50 % списка (соответственно 73 и 38 таксонов); синезеленые в обеих средах обитания, особенно в водоемах, занимают подчиненное положение: в водоемах — 13 % выявленного состава (145 таксонов), в почвах — 34.5 % (75 таксонов).

Высокоширотное положение Большеземельской тундры отражает набор и порядок расположения семейств по числу содержащихся в них видов. Первый сопряженный анализ флоры этого региона дал следующие показатели. В альгофлоре ведущих семейств 13. Они составили 1/5 часть всех семейств флоры водоемов и 1/3 — флоры водорослей почв. Головные семейства включают около 60 % всех видов водорослей в почвах и 66 % — в водоемах. Во флоре высших растений востока Большеземельской тундры ведущие семейства объединили: у мохообразных — 54 %, у цветковых — 64 % (Мартыненко и др., 1987). Доля одновидовых семейств составила: во флоре водорослей — 24 % (почвы) и 26 % (водоемы), во флоре сосудистых растений — 29 %.

Очень показателен и набор ведущих семейств. В голарктических флорах северного полушария в ранжире семейств у водорослей лидируют: в водоемах — *Naviculaceae* и *Desmidiaceae*, в почвах — *Oscillatoriaceae, Pleurochloridaceae*. Эта черта проявилась как в Большеземельской тундре, так и в Западной Сибири, Якутии и на Чукотке.

Зональную специфику видового состава водорослей в тундре отражают и родовые спектры. Их отличает обилие маловидовых родов: в водоемах Большеземельской тундры — 136 (75 % выявленного состава), в почвах — 79 (93 % выявленного состава). Наряду с этим северные флоры содержат мало родов с большим числом видов, которые объединяют основное видовое разнообразие. К примеру, в водоемах Большеземельской тундры у диатомовых таких родов 13, у синезеленых — 11.

Альгологическая изученность высокоширотных регионов в СССР и за рубежом позволила сравнить восток Большеземельской тундры с 9 регионами в пределах циркумполярной тундровой зоны и единой Арктической флористической области. Выявляется удивительное сходство родовых спектров водорослей в водоемах, особенно близок состав родов десмидиевых. Основу родовых спектров этого порядка на европейских (Швеция, Урал, Большеземельская тундра) и азиатских территориях (арктические острова) в сравниваемых материалах также дают маловидовые роды (до 83 %). Все это очень важные зональные черты таксономического и структурного сложения флоры водорослей в фитоценозах Крайнего Севера.

Альгологические материалы по востоку Большеземельской тундры углубили сложившиеся представления и о географической структуре флор европейского Северо-Востока. В 60-градусных широтах облик растительного покрова Земли в современном климате определяет бореальная зональная группа. На востоке Большеземельской тундры она составляет основу флоры сосудистых и споровых растений (Мартыненко и др., 1987). В южных кустарниковых тундрах районов альгологических наблюдений водоросли содержат, по О. В. Ребристой (1977), также «бореальную фракцию», включая бореальные, гипоарктические и североальпийские виды. К примеру, по результатам стационарных наблюдений на типичной для Большеземельской тундры озерно-речной системе Харбейских озер высшие водные цветковые, мохообразные и водоросли при сопряженном анализе содержат 53 % бореальной группы видов, а наиболее изученный А. С. Стениной (1978) отдел диатомей — 85 %, в том числе истинно бореальных — 52 %. Бореальный облик флоры тундровых озер особенно подчеркивает состав эдификаторных видов в альгогруппировках: в чистых озерах процветают *Aulacosira islandica* var. *islandica*, *A. islandica* subsp. *helvetica* и показательный набор бореальных видов рода *Anabaena*.

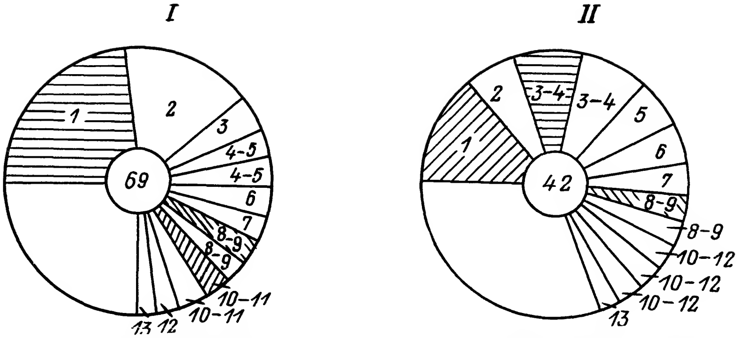
Подлинно арктические виды среди водорослей редки. Аборигенные для Крайнего Севера виды известны в основном среди десмидиевых из заболоченных местообитаний. Они выделены по региональному принципу в качестве особых таксономических единиц в основном на подвидовом уровне. Специфичных для тундры водорослей высокого таксономического ранга ни в водоемах, ни в почвах южных кустарниковых тундр не обнаружено. Этот факт также лежит в основе существующих представлений о малой оригинальности альгофлоры водоемов и почв тундры в географическом аспекте.

Сознательно не касаясь вопросов генезиса альгофлоры, отметим лишь, что вопреки укоренившимся представлениям о космополитизме водорослей начатая на ряде территорий (Якутия, Чукотка) монографическая обработка важных в структуре флоры тундры родов все больше убеждает в том, что в основе расселения микроскопических водорослей несомненно лежат определенные биогеографические закономерности. Влияние исторического фактора на расселение водорослей сказывается крайне опосредованно. На европейском Северо-Востоке в пределах единой Арктической флористической области более половины низших и высших растений имеют широкие голарктические (циркумполярные) и евразиатские ареалы. При этом количественные соотношения долготных групп выявлены пока только для сосудистых растений. Истинное соотношение таксонов водорослей по типу ареала для тундры во многом еще остается проблематичным.

Показателем региональных особенностей альгофлоры расценивается обнаружение редких видов. В крупных реликтовых озерах на востоке Большеземельской тундры географически оценен редкий вид шаровидной кладофоры. Заметная роль в планктоне озер принадлежит видам с относительно ограниченным распространением (*Anabaena solitaria*, *Aphanizomenon flos-aque* f. *gracile*).

Структура водорослевых группировок. Ландшафты тундры крайне мозаичны и организация сообществ водорослей в биоте этой зоны раскрывается с позиций единства и экологической взаимозависимости водных и наземных экосистем. Анализ приспособительных реакций водорослей для жизни в высоких широтах выделяет температуру, дефицит доступных органических веществ и жизненно необходимых элементов питания в число ведущих факторов, которые в современных условиях определяют расселение этой самой обширной группы споровых растений. С экологических позиций объяснимы многие особенности состава альгогруппировок (Гецен, 1985). Прежде всего крайне мало́ флористическое сходство и различна систематическая структура населения водорослей в водоемах и в почвах Большеземельской тундры (см. рисунок). В разных секторах Арктики однотипные экотопы имеют и однотипные водорослевые группировки.

Даже в условиях нивелирующей роли водной среды каждый обследованный экотоп флористически хорошо отграничен и имеет характерный комплекс ведущих видов. Например, однообразие экологических условий глубоководной зоны крупных озер тундры объясняет хорошо известное единообразие состава и биомасс водорослей пелагического планктона. В составе наземной растительности зональные группировки водорослей тесно связаны с соответствующим элементом микрорельефа.



Распределение видовых и внутривидовых таксонов по ведущим семействам в альгофлоре Большеземельской тундры.

I — водоемы: *1 — Naviculaceae, 2 — Desmidiaceae, 3 — Fragilariaceae, 4—5 — Nitzschiaceae, 4—5 — Scenedesmaceae, 6 — Achnanthaceae, 7 — Euglenaceae, 8—9 — Oocystaceae, 8—9 — Eunotiaceae, 10—11 — Oscillatoriaceae, 10—11 — Euchromonadaceae, 12 — Closteriaceae, 13 — Coscinodiscaceae.* II — почвы: *1 — Oscillatoriaceae, 2 — Pleurochloridaceae, 3—4 — Chlamydomonadaceae, 3—4 — Naviculaceae, 5 — Ulotrichaceae, 6 — Chlorococcaceae, 7 — Nostocaceae, 8—9 — Oocystaceae, 8—9 — Gloeocapsaceae, 10—12 — Schizothrichaceae, 10—12 — Mesotaeniaceae, 10—12 — Nitzschiaceae, 13 — Plectonemataceae.* В малом круге — общее число семейств; штриховкой показаны семейства, общие для водоемов и почв.

Специфично расселены по экотопам тундры синезеленые. Они наиболее требовательны к температуре местообитаний. Наибольшего флористического разнообразия синезеленые достигают в водных условиях — в мелководной прогреваемой зарослевой литорали, а в почвенных условиях — на самых теплых в период вегетации почвах открытых пространств без сомкнутого растительного покрова. Здесь процветают ксерофитные формы водорослей со своеобразным характером терморегуляции. С температурой местообитаний коррелируют численность и биомасса почвенных водорослей (Перминова и др., 1982).

Одна из важнейших экологических ситуаций в условиях Крайнего Севера — тесная ассоциированность водорослей со мхами в водоемах, болотах и почвах. Ведущие виды бриофильных сообществ специфичны. Эдификаторы здесь отбирают два стабильных фактора: низкую температуру и высокую кислотность среды. Самые нижние слои мохового покрова населены устойчивыми к высокой кислотности одноклеточными почвенными зелеными (чаще — хламидомонады), в то время как эпифитная флора мхов в водоемах и почвах отличается обилием азотфиксаторов (в основном род *Nostoc*). По исследованиям Г. Н. Перминовой (Перминова и др., 1982), суммарные показатели развития водорослей в моховых ценозах Воркутинской тундры нередко перекрываются развитием в качестве эпифита на мхах одного только ностока — в среднем 1 млн·кл/см^2 и 0.5 мг/см^2 моховой дернины. Этот род имеет в условиях тундры особые возможности для преодоления кислой среды и недостатка азота, что выдвинуло представителей порядка *Nostocales* в число, пожалуй, наиболее ярких отличительных черт альгофлоры Арктики. Широко распространенные от тундр до пустынь виды рода *Nostoc* являются эдификаторами наземных фитоценозов и в Большеземельской тундре.

Разные филумы растений по-разному проявляют адаптивные стратегии. Вершиной морфологического и биохимического развития синезеленых водорослей являются ностоковые, приспособление которых к среде Крайнего Севера идет по линии усложнения ценотических и функциональных связей с растениями-макрофитами (главным образом бриофитами). На пути чрезвычайной экологической лабильности и морфологической вариабельности проявляют в тундре признаки биологического прогресса пеннатные диатомовые (порядок *Raphales*). Их экологическая специализация направлена на олигогалобность: в сводном списке диатомовых Большеземельской тундры олигогалобы составляют 82 %, в Чукотской тундре — 86 %. В условиях Севера пеннатные диатомеи проявляют признаки активного видообразования. В нашем регионе они имеют самые высокие пропорции флоры. В то время как наиболее древняя ветвь центрических диатомей значительно менее разнообразна, специфична экологически и изолирована пространственно.

В связи с полувековым периодом угледобычи восточноевропейские тундры вовлечены в антропогенную фазу развития. В Воркутинской тундре бытовые, шахтные и сельскохозяйственные стоки в водоемы сильно изменили зональные условия среды. Во всех группах растительного и животного населения тундры нашего региона происходит образование вторичных трансформированных сообществ.

Среди водорослей измененные условия принимают в первую очередь экологически толерантные виды из многовидовых родов. Среди них усиливается ценотическая роль некоторых родов эвгленовых, протококковых, желтозеленых и синезеленых: в водоемах — роды *Euglena, Scenedesmus, Tribonema*, в почвах — *Oscillatoria* и *Phormidium*. Выпадают показательные таксоны ненарушенных экотопов: в загрязненных водоемах — северные виды десмидиевых, в освоенных почвах (в период становления флоры лугов) — азотфиксирующие синезеленые (*Nostoc*). Идет образование новых ценозов с доминированием осциллаториевых, микроспоровых и эвгленовых водорослей. Показательные для чистых условий комплексы диатомей по мере загрязнения сменяются мезосапробионтами. В техногенных экотопах резко увеличивается роль алкалифилов с господством видов рода *Nitzschia* (Стенина, 1990). Измененные условия могут принять ранее редкие в тундре таксоны из маловидовых родов.

Функциональные показатели. Они сводятся к двум глобальным функциям, которые выполняют водоросли в водных и наземных экосистемах всех природных зон. Это — продуцирование автотрофной органики (все филумы водорослей) и легко доступного азота (определенные таксоны синезеленых водорослей). Полевые экспериментальные исследования в Большеземельской тундре позволяют утверждать, что в экстремальных условиях среды оба процесса существенно откорректированы в направлении активности микробного (и особенно водорослевого) компонента биоты.

Водоемы Крайнего Севера по своим продукционным возможностям не укладываются в рамки только одной олиготрофной типологической группы. В Большеземельской тундре комплексные лимнологические исследования выявили мезотрофные и даже евтрофные типы озер. По уровню создаваемой водорослями энергии в настоящее время они укладываются в «категорию вод тундры и Субарктики» — 30—100 ккал/м^2 (Бульон, 1983). Скорость биотического круговорота в тундровых водоемах определяют пелагические сообщества. Характерная их особенность — низкие величины биомассы.

В озерах Большеземельской тундры средневзвешенная биомасса фитопланктона составляла по годам не более 1 г/м^3. На первый взгляд, это противоречит выделенным в тундре типологическим категориям озер. Причина кроется в том, что при низком содержании минеральных солей и азотно-фосфорных соединений биогенных элементов фитопланктон в тундровых водах содержит значительный процент мелкоразмерных видов. Вместе с тем единица биомассы смешанного фитопланктона имеет высокую фотосинтетическую активность, а мелкие виды вносят высокий вклад в продуктивность арктических озер (Продуктивность. . ., 1976).

На примере Большеземельской тундры получены первые для тундр СССР данные о биомассе и продукции водорослей в почвах. Наиболее заселены водорослями примитивные почвы. Здесь основу биомассы водорослей составляют азотфиксирующие виды и происходит быстрое обновление доступной гетеротрофным компонентам органики микробного происхождения (Перминова и др., 1982), в то время как биомасса споровых — макрофитов и цветковых — в высокоширотных экосистемах близка по размерам к ее годичной продукции.

В этом и состоит ведущее значение водорослей во многих активно протекающих в тундре жизненных процессах.

Экологические преимущества в тундре микроводорослей перед высшими растениями особенно подчеркивают азотфиксирующие синезеленые. Азотавтотрофия прокариотных организмов создает им огромные экологические преимущества в экосистемах различных природных зон, обеспечивая процветание в суровых условиях высоких широт. Количественная оценка азотфиксации в водных и наземных экосистемах Большеземельской тундры показала, что интенсивность процесса во многих экотопах определяют свободноживущие или симбиотирующие в лишайниках синезеленые водоросли (Гецен, Костяев, 1989). Гетеротрофная азотфиксация микроорганизмов существенной роли не играет. Среди водорослей наибольшей активностью обладал характерный для тундр вид *Nostoc commune* (75 мг N_2/$м^2$ в сезон с учетом проективного покрытия). При этом интенсивность накопления растениями связанного ими азота в значительной степени определяется способностью организмов к азотфиксации, а также характером их связи с моховой подстилкой как своеобразным аккумулятором азота (Грунина, Гецен, 1984). Количество азота, которое синезеленые водоросли связывают за короткий период вегетации, оказывается по различным секторам Арктики соизмеримым с таковым в более низких широтах. Самый доступный в биогеоценозах тундр азот на всех этапах его реализации — это азот обогащенного гумусом поверхностного органического горизонта пятен оголенного грунта. По всему Крайнему Северу этот экотоп выделяется повышенной биологической активностью почв.

Таким образом, проведенный этап инвентаризации альгофлоры в водоемах и почвах Большеземельской тундры и критический анализ полученных сведений о структурно-функциональных характеристиках водорослей в высокоширотных экосистемах позволили сформулировать рабочую гипотезу о формирующем воздействии водорослей в качестве ведущего компонента возникновения тундры и сохранения ее современного статуса. Это заключение принципиально отлично от представлений о повсеместном вселении водорослей в экотопы, образовавшиеся в пределах определенного ландшафта в силу географических причин. Сформулированная стратегия единого экологического подхода при альгологическом изучении природного региона дает научную основу при оценке современного состояния водных и наземных экосистем в зоне промышленного и сельскохозяйственного освоения Большеземельской тундры и открывает наиболее рациональные пути для решения хозяйственных задач в таком богатейшем крае, как европейский Северо-Восток с его обширной территорией Крайнего Севера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР. 1983. Т. 98. 150 с. — *Гецен М. В.* Споровые растения в экосистемах Крайнего Севера // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 1. С. 10—20. — *Гецен М. В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 168 с. — *Гецен М. В.* Проблема места и значения водорослей в сложении экосистем Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1987. 38 с. — *Гецен М. В., Костяев В. Я.* Экология азотфиксации в тундре // Науч. докл. Коми НЦ УрО АН СССР. 1989. Вып. 218. 24 с. — *Грунина Л. К., Гецен М. В.* Биогенная аккумуляция азота растениями тундровой зоны // Науч. докл. Коми фил. АН СССР. 1984. Вып. 97. 32 с. — *Мартыненко В. А., Железнова Г. В., Гецен М. В.* и др. Флора Северо-Востока европейской части СССР как ботанико-географическая система // Науч. докл. Коми НЦ УрО АН СССР. 1987. Вып. 166. 21 с. — *Перминова Г. Н., Кабиров Р. Р., Киприянов В. М.* Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1982. № 49. С. 81—94. — *Продуктивность* озер восточной части Большеземельской тундры / Ред. Винберг Г. Г., Власова Т. А. Л.: Наука, 1976. 146 с. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 344 с. — *Стенина А. С.* Особенности флоры восточной части Большеземельской тундры. Диатомовые // Флора и фауна водоемов европейского Севера. Л.: Наука, 1978. С. 21—26. — *Стенина А. С.* Диатомовые водоросли на территории Воркутинского промышленного комплекса // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО АН СССР, 1990. С. 90—99.

Институт биологии,
Сыктывкар.

Получено 21 XI 1989.

SUMMARY

Tundra as the special landscape unit could originate only with the active participation of the algae. This conclusion was made on the basis of analysis of morphological and functional parameters of the algoflora in reservoirs and soils of the Bolshezemelskaya tundra. The leading position of algae in vegetation cover of tundras is recognized. It is determined by the species variety of spore plants, the algae being the most diverse among them. The contribution of algae in the production of organic substance of tundra reservoirs and soils, which determines the activation of the activity of tundra biological processes, has been estimated. The dominant role of spore plants in the establishment of close interaction of different components of tundra coenoses on the trophic basis through the nitrogen-fixing algae has been shown. The concept of landscape-creating function of algae in the live of tundra was proposed using the formulation of M. M. Hollerbach. It provides the new interpretation of inseparable ecological unity of algae with the tundra's environment. So, on the one hand, tundra like other natural zones is the medium for the wide spread of algae and, on the other hand, algae become the dominant component of tundra's initiation under the extreme conditions.

УДК 581.48 : 582.42/.47
© 1990

М. Г. Николаева

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ГОЛОСЕМЕННЫХ

M. G. NIKOLAEVA. THE CHARACTERISTIC FEATURES OF SEED GERMINATION IN GYMNOSPERMS

Рассмотрены данные о характере прорастания семян представителей ряда таксонов голосеменных растений по системе А. Л. Тахтаджяна (1986). Показано, что более примитивным семействам (*Ginkgoaceae*, отдел VII, *Podocarpaceae* и *Taxaceae*, отдел VIII, порядки 5 и 6), а также семействам из отдела IX *Cycadophyta* свойственно недоразвитие зародыша, т. е. семена находятся в морфологическом и, вероятно, морфофизиологическом покое, как правило, осложненном тормозящим действием твердой кожуры. У многих продвинутых семейств (*Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, отдел VIII, порядки 8 и 10, а также *Ephedraceae*, отдел X) зародыш вполне развит. У большинства видов этих семейств покой семян отсутствует или он неглубокий физиологический. Однако среди них выделяются некоторые роды или отдельные виды, у которых семена находятся в глубоком физиологическом, реже — морфофизиологическом покое, иногда еще усиленном присутствием твердых покровов. Имеющиеся данные показывают, что у голосеменных, как и у покрытосеменных, в семенах имеется физиологический механизм торможения прорастания. Сделана попытка проследить связь между глубиной физиологического покоя семян и географическими условиями обитания видов рода *Pinus*.

В предыдущих статьях (Николаева, 1988, 1989а, б) были рассмотрены особенности прорастания семян 2 классов покрытосеменных растений (двудольных и однодольных). Показано, что большинство представителей этих классов характеризуется покоем семян разного типа. Вынужденный покой вызывается неблагоприятными внешними условиями. Типы органического покоя связаны с особенностями строения семян и/или действием особого физиологического механизма торможения прорастания (ФМТ) разной силы. Классификация типов органического покоя, разработанная автором (Николаева, 1982), подробно приводится в статье 1988 г. и конспективно — в последующих. Напомним, что типы покоя, вызываемого тормозящим действием покровов, обозначают в случае водонепроницаемости последних как $\text{А}_\text{ф}$, при тормозящем действии их, связанном с иными причинами, как А_1 (при слабом влиянии) или как А_2 (при сильном влиянии). Морфологический покой (Б) зависит от недоразвития зародыша. Физиологический покой, различный по глубине, вызывается действием ФМТ разной силы и обозначается как В_1 (неглубокий), В_2 (промежуточный) или В_3 (глубокий). Нередко наблюдается покой, вызванный разными причинами, морфофизиологический (Б—В_{1-3}), а также комбинированный ($\text{А}_\text{ф}$—Б, $\text{А}_\text{ф}$—В_{1-3}, $\text{А}_{1,\,2}$—Б, $\text{А}_{1,\,2}$—В_{1-3}, $\text{А}_\text{ф}$ или $\text{А}_{1,\,2}$—Б—В_{1-3} и т. д.).

Большой интерес представляет вопрос, свойствен ли тот или иной тип органического покоя семенам голосеменных растений. В настоящей статье анализируются данные, собранные в «Справочнике по проращиванию покоящихся семян» (Николаева и др., 1985), а также сведения, почерпнутые из книги «Жизнь растений» (1978) и справочника «Seeds of woody plants in the USA» (1974). К сожалению, эти материалы имеются лишь для сравнительно небольшого числа видов голосеменных растений и нередко весьма неполны и неопределенны.

Появление в ходе эволюции семени как основного средства расселения растений представляет собой важный ее этап. В свое время это дало основание для выделения голосеменных растений в особый отдел. Однако в последней классификации высших сосудистых растений (исключая цветковые) А. Л. Тахтаджян (1986) не рассматривает голосеменные растения как отдельный таксон. Наряду с 5 отделами, объединяющими группы споровых, им выделяются еще 5 отделов семенных растений: от вымерших семенных папоротников (отдел VI *Lyginopteridophyta*) до ныне существующих растений (отделы от VII *Ginkgophyta* до X *Gnetophyta*). Для удобства изложения мы сохраняем за этими таксонами общее название «голосеменные растения». В последние 4 отдела входит 21 семейство. Большинство представителей этих семейств является обитателями тропических и субтропических областей, хотя многие из них обитают или произрастают в культуре и в умеренном климате. Напротив, некоторые виды рода *Juniperus* (сем. *Cupressaceae*) и представители ряда родов из сем. *Pinaceae* (*Abies*, *Larix*, *Picea*) большей частью не встречаются в тропиках, но широко распространены в субтропиках и областях с умеренным климатом.

Сведения об особенностях прорастания семян имеются для представителей 8 семейств (табл. 1). К числу наиболее примитивных относятся 3 семейства: *Ginkgoaceae* (отдел VII), *Podocarpaceae* (отдел VIII, порядок 5) и *Taxaceae* (отдел VIII, порядок 6). Данные о прорастании семян имеются для 4 родов из 15 известных и всего для 9 видов. Для всех них характерны семена с маленьким недоразвитым зародышем и обильным эндоспермом. Кроме того, семена, как правило, имеют твердую кожуру или кожуру более сложного строения, но содержащую твердый слой. Нередко они дополнительно окружены настоящим или ложным ариллусом, или чашечковидной кровелькой. Обе эти особенности строения, т. е. недоразвитие зародыша и твердая оболочка, в основном и определяют тип покоя семян этих видов как морфологический комбинированный (А$_2$—Б). Остается неясным, функционирует ли в семенах растений упомянутых семейств физиологический механизм торможения прорастания. Покой семян *Podocarpus henckelii* связан с водонепроницаемостью кожуры, т. е. они находятся в физическом покое (А$_{\text{ф}}$). Семена *Ginkgo biloba* заключены в трехслойную кожуру с каменистым средним слоем. Они прорастают в тепле при переменной в течение суток температуре (20/30 °С). при которой происходит доразвитие зародыша. Однако осенний посев или холодная стратификация повышают всхожесть. Можно предполагать, что семенам свойствен неглубокий морфофизиологический покой. Но более вероятно, что положительное действие холодной стратификации связано с преодолением тормозящего действия кожуры, и тип покоя можно определить как А$_2$—Б. У нескольких видов *Torreya* (сем. *Taxaceae*) семена находятся в морфофизиологическом комбинированном покое (А$_2$—Б—В$_1$). Однако у *T. gnandis* семена выходят из покоя в условиях только теплой стратификации, т. е. находятся в морфологическом комбинированном покое (А$_2$—Б). Сложнее выходят из покоя семена видов *Taxus*. Для их прорастания рекомендуется длительная двухэтапная стратификация: сначала в течение 3—7 мес при 16 °С, а затем в течение 2—7 мес при 2—5 °С. Напрашивается мысль, что семена *Taxus* находятся в глубоком морфофизиологическом комбинированном покое (А$_2$—Б—В$_3$). Однако имеются наблюдения, что в природе семена прорастают, пройдя пищеварительный тракт птиц, что ставит под сомнение присутствие в них сильного ФМТ. Иными словами, пока нет убедительных доказательств, что у семян представителей упомянутых семейств существует ФМТ. Эффект, получаемый от холодной стратификации (естественной — в природе или искусственной), может быть связан с преодолением тормозящего действия кожуры.

Несколько полнее сведения о семенах около 140 видов 3 следующих более продвинутых семейств из отдела VIII (порядки 8 и 10): *Pinaceae* (7 родов), *Taxodiaceae* (4 рода) и *Cupressaceae* (5 родов). У них зародыш крупный, по-видимому, вполне развитый, хотя эндосперм обильный. Семенная кожура

ТАБЛИЦА 1

Характеристика семян представителей голосеменных растений

Отдел (О.), класс (кл.), порядок (п.)	Семейство	Число родов в семействе	Род	Число видов в роде		Семя			Тип покоя
				всего	имеются данные	зародыш	эндосперм	кожура	
О. VII, кл. А	*Ginkgoaceae*	1	*Ginkgo*	1	1	М(1/4)	+	Имеет 3 слоя (сочный, каменистый, плотный)	А$_2$—Б, может быть А$_2$—Б—В$_1$
О. VIII, кл. В, п. 5	*Podocarpaceae*	9	*Podocarpus*	100—114	1	ДК(?)		Водонепроницаемая, с ариллусом	А$_ф$
п. 6	*Taxaceae*	5	*Taxus*	~8	4	ДК(1/2)	+	Твердая, с чашечковидной кровелькой	А$_2$—Б—В, м. б. А$_ф$—Б
			Torreya	6	3	М(<1/8)	+	Деревянистая, с ариллусом	А$_2$—Б, А$_2$—Б—В$_1$
п. 8	*Pinaceae*	10—11	*Abies*	>40	19	К	+	Толстая, с кутикулой	Нет, В$_{1,2}$
			Cedrus	4	4	К	+	Твердая	Нет, В$_1$
			Larix	10—20	9	К	+	»	Нет, В$_{1,2}$
			Picea	35—50	14	ДК(4/5)	+		Нет, В$_1$, В$_2$ (1 вид)
			Pinus	~100	63	К, ДК	+	Иногда деревянистая	Нет, В$_{1-3}$, А$_2$—В$_3$, А$_2$—Б—В$_3$
			Pseudotsuga	7—18	2				Нет, В$_1$
			Tsuga	14—18	5	К	±		В$_1$
п. 10	*Taxodiaceae*	10	*Cryptomeria*	1	1	К	+		В$_3$
			Sciadopitys	1	1	К			В$_2$ (?)
			Sequoia	2	2	К	+		Нет, В$_1$
			Taxodium	2	1	К	±	Плотная	А$_ф$ (?)—В$_1$
»	*Cupressaceae*	13	*Chamaecyparis*	7	3	К	+		В$_{1,3}$
			Cupressus	15—20	10	К	+	Толстая	В$_2$
			Juniperus	55	11	К	+	Толстая, деревянистая	Нет, А$_2$ м. б. В$_1$, А$_2$—В$_3$ (9 видов)
			Libocedrus	5	1	К	+		Нет, В$_{1,2}$
			Thuja	6	4	К	+		Нет, В$_{1,3}$
О. IX, кл. А, п. 1	*Cycadaceae*	10	*Cycas*	8—20	1	М	+	Толстая, с 2 слоями (сочным и косточковидным)	А$_2$—Б
О. X, кл. А, п. 1	*Ephedraceae*	1	*Ephedra*	40	14		+	Сочная, с деревянистым интегументом	А$_2$—В$_1$ (?)

Примечание. Зародыш: К — крупный, ДК — довольно крупный, М — маленький; дробь — отношение длины зародыша к длине эндосперма. Эндосперм: «+» — массивный, «±» — частично редуцированный. Тип покоя — см. текст.

некоторых представителей этой группы семейств также твердая. Но в большинстве случаев она тонкая и не играет существенной роли в торможении прорастания. Семена *Cryptomeria japonica* и *Sciadopitys verticillata* (сем. *Taxodiaceae*) характеризуются явным, довольно глубоким физиологическим покоем ($B_{2,3}$). Торможение прорастания семян *Taxodium distichum* связано кроме действия слабого ФТМ с присутствием твердой кожуры, предположительно затрудняющей поступление к зародышу воды ($A_ф$—B_1). У семян растений 4-го исследованного рода из сем. *Taxodiaceae* (род *Sequoia*), у ряда видов из сем. *Cupressaceae* и у подавляющего большинства видов 6 из 7 исследованных родов сем. *Pinaceae* свежесобранные семена легко прорастают или их прорастание усиливается под влиянием кратковременной холодной стратификации, что говорит о неглубоком физиологическом покое (B_1). Интересно, что семена, остающиеся на хранение в сухом состоянии, нередко впадают в состояние более глубокого физиологического покоя, чем свежесобранные (в отличие от того, что характерно для семян большинства покрытосеменных растений). Такие семена могут прорастать только после более или менее длительной стратификации.

Среди представителей семейств *Cupressaceae* и *Pinaceae* следует выделить отдельные роды, у семян разных видов которых наблюдаются различия в типе и глубине покоя. Для сем. *Cupressaceae* характерны плотные шишки, долго сохраняющиеся нераскрытыми на материнском растении. Так, у рода *Juniperus* при созревании шишек чешуи становятся сочными и срастаются. Пока семена не высвободятся из такой шишко-ягоды, они не прорастают. Сами семена заключены в твердую кожуру. Но у большинства видов сем. *Cupressaceae*, в том числе у *Juniperus deppeana, J. monosperma* и некоторых других, присутствие твердой кожуры не влияет заметно на способность семян к прорастанию. Отдельные образцы названных видов рода *Juniperus* прорастают без всякой предварительной подготовки, но обычно применяется 1—2-месячная холодная стратификация. У остальных 9 исследованных видов можжевельника семена находятся в глубоком физиологическом комбинированном покое (A_2—B_3). Иными словами, в них функционирует сильный ФМТ и, кроме того, важную роль в задержке прорастания играет одревесневшая кожура. Такие семена приобретают способность прорастать в той или иной мере только после 2—4-месячной холодной стратификации. Для семян некоторых видов (*J. communis, J. osteosperma* и *J. scopulorum*) рекомендуется применение двухэтапной стратификации: 2—4 мес при переменной в течение суток температуре (20/30 °C), а затем в течение 2—4 мес на холоде (0—5 °C). Остается неясным, необходима ли такая стратификация для доразвития зародыша, как у видов *Euonymus* (Николаева, 1989а), или она способствует разрушению кожуры.

Значительное разнообразие в свойствах семян, в частности в их величине, особенностях строения, а также глубине и даже типе покоя, наблюдается в пределах рода *Pinus*. У большинства видов зародыш крупный и почти равен по длине эндосперму. Однако у *P. cembra, P. koraiensis, P. parviflora* и *P. sibirica* наблюдается недоразвитие зародыша. Возможно, оно является следствием того, что шишки собирают с не вполне созревшими семенами. Величина семян сильно варьирует: масса 100 семян колеблется от 0.35 г у *P. banksiana* до 90.7 г у *P. torreyana*. Свежесобранные семена многих видов прорастают (правда, на свету и при переменной в течение суток температуре) без всякой стратификации или после выдерживания на холоде в течение 1—4 нед, т. е. они не имеют покоя или он неглубокий. У других видов семена приобретают способность прорастать только после 6 и более недель холодной стратификации. Хранение семян большинства видов приводит к усилению состояния покоя. Как известно, род *Pinus* характерен для северного полушария. Некоторые виды сосны произрастают в странах Евразии, но большинство из них обитает в Северной Америке; их ареалы сильно различаются по своим климатическим характеристикам. Сведения о свойствах семян и ареалах 59 из 100 известных видов *Pinus* приводятся в различных

ТАБЛИЦА 2

Глубина покоя семян видов рода *Pinus* (по: «Seeds of woody plants in the USA», 1974)

Вид	Области обитания	Средняя масса 100 семян, г	Необходимость холодной стратификации семян, нед	
			свежесобранных	после сухого хранения
А. У свежесобранных семян покоя нет (0) или он неглубокий (B_1)				
P. aristata Engelm.	Горы юго-запада США (субальпийская зона)	2.51	0	0—4
P. banksiana Lamb.	Канада	0.35	0—1	0—1
P. brutia Ten.	Греция, Кипр, Ливан	4.98	0	0—6
P. canariensis C. Smith	Канарские острова	1.08	0	0—3
P. caribaea Morelet	Багамы, Куба, Центр. Америка	1.46	0	0
P. cembroides Zucc.	Семиаридная горная область юго-запада США и Мексики	41.24	0	0—4
P. clausa (Chapm.) Vasey	Равнины юго-востока США (Флорида, Алабама)	0.60	3	3
P. contorta Dougl. var. *contorta*	Небольшие возвышенности зап. побережья США от Аляски до Калифорнии	3.36	0	3—4
P. coulteri D. Don	Прибрежные горы Калифорнии	32.40	0	3—12
P. densiflora Sieb. and Zucc.	Средние высоты гор Японии, Кореи, заходит на Дальний Восток (ДВ) СССР	0.87	0	0—3
P. echinata Mill.	Равнины юго-востока США	0.98	0—2	2—8
P. edulis Engelm.	Семиаридная область юго-запада США (Юта, Колорадо, Аризона, Нью-Мексико)	23.87	0	0—8
P. elliottii Engelm. var. *elliottii*	Равнины юго-востока США (Флорида, Каролина и др.)	3.40	0.4	2—8
P. engelmannii Carr.	Горы юго-запада США и Мексики	4.54	0	0
P. gerardiana Wall.	Горы вост. Афганистана, Пакистана, Кашмира и севера Индии	41.24	0	0—4
P. glabra Walt.	Равнины побережья юго-востока США	1.0	4	4
P. halepensis Mill.	Средиземноморье (от Испании и Марокко до Турции и Иордании)	1.62	0	0
P. insularis Endl.	Высокие горы от вост. Индии до юга Вьетнама, Филиппины	1.68	0	0
P. jeffreyi Grev. and Balf.	Горы юго-запада США	12.26	0	0—8
P. merkusii Jungh. and de Vriese	Горы юго-восточной Азии, западная Суматра, Филиппины	2.50	0	0
P. mugo Turra	Горы Центр. Европы (субальпийская зона)	0.66	0	0
P. muricata D. Don	Побережье Калифорнии	1.00	0	3—4
P. nigra Arnold	Южная Европа, север Марокко, Сицилия, Кипр	1.74	0	0—8
P. palustris Mill.	Прибрежные равнины юго-востока США	9.23	0	0—4
P. pinaster Ait.	Побережье западной части Средиземноморья	4.54	0	8

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Области обитания	Средняя масса 100 семян, г	Необходимость холодной стратификации семян, нед	
			свежесобранных	после сухого хранения
P. pinea L.	Средиземноморье	75.60	0	0
P. ponderosa C. Laws. var. *ponderosa*	Запад США от Канады до юга Калифорнии	3.78	0	4—8
P. pungens Lamb.	Средняя часть Аппалачей	1.33	0	0
P. quadrifolia Parl.	Семиаридные горы юга Калифорнии	47.25	0	0—4
P. radiata D. Don	Побережье Калифорнии, Мексика, о-в Гваделупа	3.41	0—1	1—3
P. resinosa Ait.	Северо-восток США и Канады	0.87	0	8
P. rigida Mill.	Северо-восток США и Аппалачи до севера Джорджии	0.74	0	4
P. roxburghii Sarg.	Гималаи от Бутана до северо-востока Бангладеш	8.10	0	0
P. serotina Michx.	Прибрежные равнины юго-востока США (Флорида, Алабама)	0.84	0	0—4
P. sylvestris L.	Евразия от Скандинавии и Испании до Маньчжурии и ДВ СССР	0.60	0	2—12
P. thunbergiana Franco	Морские побережья Южн. Кореи и Японии	1.33	0—2	4—8
P. virginiana Mill.	Аппалачи	0.82	0—4	4
P. wallichiana A. B. Jackson	Средние и высокие горы Гималаев от вост. Афганистана до южн. Китая	4.98	0—2	2—12

Б. Свежесобранные семена с глубоким покоем ($B_{2,3}$)

Вид	Области обитания	Средняя масса 100 семян, г	свежесобранных	после сухого хранения
P. albicaulis Engelm.	Горы Британской Колумбии (субальпийская зона)	17.45	12—16	12—16
P. armandii Franch.	Горы средней высоты Центр. Азии (юго-восточный Тибет), Тайвань	28.35	12	12
P. attenuata Lemm.	Скалистые склоны и гребни гор запада США (Орегон, Калифорния)	1.79	8	8
P. balfouriana Grev. and Balf.	Горы запада США (субальпийская зона)	2.68	12	12
P. cembra L.* **	Высокие горы Центр. Европы	22.68	12—36	12—36
P. flexilis E. James	Субальпийская зона сев.-запада США (Скалистые горы, Сьерра-Невада)	9.25	3—12	3—12
P. heldreichii Christ	Высокие горы Балкан и юга Италии	2.16	4—6	4—6
*P. koraiensis** Sieb. and Zucc.	Горы и долины ДВ СССР до Южн. Кореи, Япония	55.32	12	12
P. lambertiana Dougl.	Горы юго-запада США (Орегон, Калифорния, Невада)	21.60	8—12	8—12
P. monophylla Torr. and Frem.	Семиаридные горы запада США (от Айдахо до Калифорнии)	40.90	4—12	4—12
P. monticola Dougl.	Горы юга Британской Колумбии и зап. США до Центр. Калифорнии	1.68	4—16	4—16
P. parviflora * Sieb. and Zucc.	Горы Японии	11.68	12	12
P. patula Scheide and Deppe	Восточная Мексика	0.86	8	8
P. peuce ** Griseb.	Высокие горы Балкан	4.12	0—8	8—24
P. pumila (Pall.) Regel	ДВ СССР от Курил до Монголии и Японии	4.20	16—20	16—20
P. sabiniana ** Dougl.	Низкие сухие склоны Берегового хребта и Сьерра-Невады, Калифорния (запад США)	78.21	8—16	8—16
P. sibirica * Du Tour	Урал, Сибирь до Монголии	25.20	8—12	8—12

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Области обитания	Средняя масса 100 семян, г	Необходимость холодной стратификации семян, нед	
			свежесобранных	после сухого хранения
P. strobiformis Engelm.	Горы юго-запада США (Колорадо, Аризона, Нью-Мексико) и Центр. Мексика	16.80	8—16	8—16
P. strobus L.	Юго-запад Канады и Аппалачи	1.71	8	8
P. taeda L.	Прибрежные равнины и другие области юго-востока США	2.50	4—8	4—8
P. torreyana C. Parry	Низкие склоны гор Калифорнии	90.7	4—12	4—12

---

* Отмечается недоразвитие зародыша; рекомендуется двухэтапная стратификация (тип покоя Б—В$_{2,3}$).

** Плотная кожура оказывает существенное дополнительное тормозящее действие на прорастание; скарификация ускоряет стратификацию (типы покоя А$_2$—В$_3$ или А$_2$—Б—В$_{2,3}$).

таблицах в справочнике «Seeds of woody plants in the USA» (1974). Сопоставление этих данных сделано в табл. 2.

При анализе связи глубины покоя семян с географическими областями распространения видов следует учитывать, что на основании сведений, приведенных в справочнике, можно только с известным приближением представить себе конкретные условия этих областей. Не исключено также, что в ряде случаев свойства видов могут зависеть от истории образования их современных ареалов. Тем не менее мы видим (табл. 2, А), что отсутствие покоя или неглубокий покой наблюдается почти у всех видов, произрастающих в южных областях на равнинах или сравнительно невысоких горных местностях, например в странах Средиземноморья (*P. brutia, P. halepensis, P. nigra, P. pinaster, P. pinea*), на Канарских островах (*P. canariensis*), на юге Северной Америки (*P. echinata, P. elliottii, P. glabra*), на Кубе и в Центральной Америке (*P. caribaea*) и т. д. Это большей частью виды с мелкими (масса 100 семян меньше 8 г), реже с крупными семенами (8 г и более). Наряду с этим неглубокий покой наблюдается у многих видов как с мелкими, так и с крупными семенами, обитающих в северных областях и на высокогорьях (*P. aristata, P. banksiana, P. engelmannii, P. gerardiana, P. insularis, P. jeffreyi, P. mugo, P. resinosa, P. roxburghii, P. wallichiana*). Не свойствен глубокий покой и семенам *P. sylvestris*, по-видимому, независимо от места произрастания.

Подавляющее число видов рода *Pinus* с глубоким физиологическим покоем являются обитателями высокогорий и северных областей (табл. 2, Б). И только у 3 видов, произрастающих на равнинах и низких горах в южных областях США (*P. sabiniana, P. taeda* и *P. torreyana*), покой семян глубокий.

Общий подсчет видов рода *Pinus* с разной глубиной физиологического покоя семян приведен в табл. 3. Мы видим, что преобладают виды, не имеющие покоя (0) или с неглубоким покоем (В$_1$). При этом из 38 таких видов более 65 % приходится на южные области равнин и сравнительно невысоких гор и лишь 35 % — на северные и высокогорные области. Большинство из них имеет мелкие семена. Из 21 вида с глубоким покоем семян (В$_{2,3}$) на высокогорные и северные области приходится более 80 % видов и преобладают крупносемянные. Как уже упоминалось, среди сосен, в семенах которых функционирует сильный ФМТ, для ряда видов характерны семена с недоразвитым зародышем и для их прорастания рекомендуется двухэтапная стратификация (сначала в тепле, а затем на холоде). Следовательно, им свойствен глубокий морфофизиологический покой (Б—В$_{2,3}$). Кроме того, у ряда видов значительное дополнительное тормозящее действие оказывает твердая кожура, т. е. они находятся в комбинированном покое (А$_2$—В$_{1-3}$ или А$_2$—Б—В$_{2,3}$). В частности, установлено, что предварительная

ТАБЛИЦА 3

Число видов рода *Pinus* с разной глубиной физиологического покоя в зависимости от размеров их семян и области произрастания

Область произрастания	Число видов с покоем семян					
	всего		из них			
	0, B_1	$B_{2,3}$	0, B_1		$B_{2,3}$	
			крупные	мелкие	крупные	мелкие
Южные «равнинные»	25	4	6	19	2	2
Северные и высокогорные	13	17	3	10	10	7

Примечание. Масса 100 семян 8 г и более — крупные, менее 8 г — мелкие.

скарификация семян *P. sembra*, *P. peuce* и *P. sabiniana* значительно сокращает длительность стратификации.

Оправданием, казалось бы, непропорционально большого внимания, уделяемого особенностям прорастания семян у представителей рода *Pinus*, является уникальная возможность выявления зависимости действия ФМТ от географических условий обитания разных видов в пределах рода.

Для видов *Ephedra* (сем. *Ephedraceae*, отдел X) характерен комбинированный покой, связанный с тормозящим действием сочных кроющих чешуй и твердым интегументом. Кроме того, для них, по-видимому, свойствен слабый ФМТ (A_2—B_1).

Особое положение в системе занимают 3 семейства из порядка 1. *Cycadales*, выделенные в отдел IX *Cycadophyra*, класс А *Cycadopsida*. Характер образования семян (подвижные сперматозоиды, замедленные акт оплодотворения и процесс образования зародыша), а также маленький недифференцированный зародыш зрелых семян, длительный период доразвития зародыша до прорастания семени и мощная семенная кожура весьма сходны с тем, что известно для сем. *Ginkgoaceae* (Грушвицкий, Чавчавадзе, 1978). Данные, приведенные этими авторами, позволяют определить тип покоя семян видов из порядка *Cycadales* как морфологический комбинированный (A_2—Б), т. е. такой же, как и у *Ginkgo biloba*.

Выводы

1. В семенах голосеменных (во всяком случае, у более продвинутых таксонов), так же как и у покрытосеменных, функционирует физиологический механизм торможения прорастания, правда, в большинстве случаев не сильный.

2. Как и у покрытосеменных, более примитивным семействам голосеменных (*Ginkgoaceae*, *Podocarpaceae* и *Taxaceae*) свойственно недоразвитие зародыша. Покой семян видов, входящих в эти семейства, связан с этой их особенностью, а также с наличием толстой одревесневшей кожуры.

3. У подавляющего большинства остальных таксонов голосеменных зародыш, как правило, вполне развит. Покой семян растений таких таксонов, обитающих как в тропиках, так и в областях с умеренным климатом, отсутствует или он неглубокий физиологический. Иногда он бывает осложнен присутствием твердой кожуры.

4. Однако в пределах некоторых из этих таксонов выделяются отдельные роды или даже виды, у которых физиологический покой глубокий, например *Cryptomeria japonica* (сем. *Taxodiaceae*), некоторые виды родов *Chamaecyparis*, *Juniperus* и *Thuja* (сем. *Cupressaceae*), а также ряд видов рода *Pinus* (сем. *Pinaceae*).

5. У рода *Pinus* сделана попытка выявить зависимость глубины физиологического покоя семян от географических особенностей областей обитания видов.

6. Особое положение в системе голосеменных занимают семейства из порядка *Cycadales*, отнесенного Тахтаджяном к отделу IX. Характер образования и особенности прорастания семян ставят этот порядок ближе к монотипному семейству *Ginkgoaceae* с его единственным представителем *Ginkgo biloba*, т. е. к отделу VII.

7. Полученные данные наводят на мысль, что эволюция голосеменных происходит самостоятельным путем, но в известной мере параллельно эволюции покрытосеменных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грушвицкий И. В., Чавчавадзе Е. С. Класс саговниковые или цикадопсиды (*Cycadopsida*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 309—314. — *Жизнь* растений / Ред. Грушвицкий И. В., Жилин С. Г. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. 447 с. — *Николаева М. Г.* Покой семян // Физиология семян. М.: Наука, 1982. С. 125—183. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Hamatelididae* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 508—521. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян растений из подклассов *Delleniidae, Rosidae, Lamiidae* и *Asteridae* // Бот. журн. 1989а. Т. 74, № 5. С. 651—667. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян растений из класса *Liliopsida* // Бот. журн. 1989б. Т. 74, № 12. С. 1701—1710. — *Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 135—142. — *Seeds* of woody plants of the USA. Washington, D. C.: Forest Service U. S. Department of Agriculture, 1974. 883 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 I 1990.

SUMMARY

The characteristic of seed germination in more than 170 species from 22 genera of 8 families of gymnosperms has been examined using the system of A. L. Takhtajan (1986). It was shown that the physiological mechanism of germination inhibition is functioning in the seeds of gymnosperms like that in angiosperms. The most primitive families of gymnosperms are characterized by the undeveloped (small) embryo like that of angiosperms. Seeds of such primitive families are also characterized by morphological and, possibly, morphophysiological types of dormancy, which are often complicated by the inhibitory effect of the hard coat.

Most of the species of the advanced gymnosperm families have well developed embryo, seed dormancy is lacking or it is of not deep physiological, type. But even in this group of plants some genera and species are distinguished by deep physiological dormancy of seeds. The relationship between the degree of physiological seed dormancy intensity in the species of the genus *Pinus* and of the characteristics of their areas has been investigated. It is supposed that the evolution of gymnosperms parallels that of the angiosperms.

УДК 581.1 : 582 : 582.579.2
© 1990

В. С. Шнеер

СЕРОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТРИБЫ *IXIEAE* (*IRIDACEAE*)

V. S. SHNEYER. THE SEROTAXONOMIC STUDY OF THE TRIBE *IXIEAE* (*IRIDACEAE*)

Проведено иммунохимическое сравнение запасных белков семян видов из 16 родов иксиевых; наиболее определенные результаты получены при использовании истощенных антисывороток и при анализе «шпор». Показаны высокий уровень серологического сходства белков родов *Melaspherula*, *Hesperantha*, *Schizostylis* и их отличие от белков остальных изученных родов. Обособленной по изучаемому признаку оказывается группа крокусовых, а также род *Watsonia*. Выраженным сходством обладают белки родов *Crocosmia*, *Dierama*, *Chasmanthe*, *Freesia* и ряда других, однако эта группа не является серологически однородной, и между некоторыми родами прослеживается более тесная связь. Полученные данные рассмотрены в свете высказывавшихся разными авторами предположений о взаимоотношениях родов в трибе.

Подсемейство, или триба, иксиевых включает более 30 родов преимущественно южноафриканского происхождения. Для них характерны сидячие цветки с трубкой околоцветника, соцветие в виде колоса и клубнелуковица в качестве подземного органа, как правило, мелкие хромосомы. Объем подсемейства хорошо очерчивается, хотя среди систематиков были разногласия по поводу принадлежности к иксиевым группы крокусовых — этот вопрос рассмотрен нами в ранее опубликованной статье (Шнеер, 1986), там же приведены серологические данные в пользу включения родов *Crocus* и *Romulea* в состав иксиевых. В настоящей работе были исследованы запасные водосолерастворимые белки семян видов из 16 родов иксиевых. В табл. 1 показано, как располагались эти роды в системах 4 авторов. F. Pax (1888), основываясь на строении цветка и ветвлении столбика, делил подсемейство на 3 трибы. В системе J. Hutchinson (1934) не было подсемейств, а иксиевые он относил к 3 трибам, придавая наибольший вес строению цветка и степени его зигоморфии, учитывая также тип подземного органа. У этих двух авторов крокусовые не объединялись с иксиевыми (кроме того, Hutchinson не относил к иксиевым род *Schizostylis*). G. J. Lewis (1954) на основе морфологии цветка и вегетативных органов разделила иксиевые на 5 триб, одна из которых (монотипная *Pillansieae*) в нашей работе не представлена. P. Goldblatt (1971), рассмотрев морфологические и кариологические признаки, придал иксиевым ранг трибы, разделив ее на 10 подтриб, представители 8 из которых исследованы в нашей работе. Как видно из табл. 1, между авторами есть разногласия относительно взаимосвязи родов, границ и объема таксонов. Систематиками признается настоятельная необходимость новой информации. Так, ведущий специалист по касатиковым Goldblatt, рассматривая вопрос о родственных связях рода *Freesia*, указывает: «Возможно, хемотаксономические и молекулярно-биологические исследования могут дать дополнительную информацию на этот счет, но морфология, анатомия и цитология вряд ли прольют свет на эти взаимоотношения» (Goldblatt, 1982: 40). Предпринятое нами серологическое исследование, не являясь исчерпывающим и не предлагая окончательных ответов, помогает, на наш взгляд, продвинуться в понимании филогении иксиевых.

ТАБЛИЦА 1

Положение исследуемых родов в различных системах семейства *Iridaceae*

Pax (1888)	Hutchinson (1934)	Lewis (1954)	Goldblatt (1971)
Ixioideae	*Ixieae*	*Ixieae*	*Ixieae*
Ixieae	*Hesperantha*	*Watsoniineae*	*Watsoniineae*
Hesperantha	*Dierama*	*Watsonia*	*Watsonia*
Schizostylis	*Lapeyrousia* **	*Freesia*	*Hesperanthineae*
Dierama	*Watsonia*	*Lapeyrousia* **	*Hesperantha*
Gladioleae	*Freesia*	*Ixiineae*	*Schizostylis*
Melaspherula	*Gladioleae*	*Melaspherula*	*Melaspherula*
Sparaxis	*Melaspherula*	*Schizostylis*	*Crocineae*
Gladiolus	*Crocosmia*	*Hesperantha*	*Crocus*
Acidanthera	*Sparaxis*	*Gladiolus*	*Romulea*
Babiana	*Babiana*	*Acidanthera*	*Gladiolineae*
Antholyza *	*Acidanthera*	*Dierama*	*Gladiolus*
Crocosmia	*Gladiolus*	*Sparaxis*	*Acidanthera*
Watsonieae	*Antholyzeae*	*Crocosmia*	*Homoglossum*
Watsonia	*Petamenes* *	*Chasmanthe*	*Ixiineae*
Lapeyrousia **	*Homoglossum*	*Babianineae*	*Dierama*
Freesia	*Croceae*	*Babiana*	*Sparaxis*
Crocoideae	*Crocus*	*Romulineae*	*Freesiineae*
Crocus	*Romulea*	*Crocus*	*Freesia*
Romulea	*Aristeae*	*Romulea*	*Anomatheca*
	Schizostylis		*Tritoniineae*
			Crocosmia
			Chasmanthe
			Babianineae
			Babiana

* Включая *Chasmanthe*.
** Включая *Anomatheca*.

Материалы и методы

Семена для исследования были получены через семенные лаборатории и сверены с образцами карпологической коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В ряде случаев из семян были выращены растения и идентифицированы.

Список исследованных видов (звездочкой отмечены реперные виды, т. е. те, на белки которых были получены антисыворотки): *Acidanthera bicolor* Hochst., **Anomatheca laxa* (Thunb.) Goldblatt=*Lapeyrousia laxa* (Thunb.) N. E. Br., *Babiana tubulosa* (Burm. f.) Ker., *B. villosa* (Ait.) Ker., **Chasmanthe aethiopica* (L.) N. E. Br.,[1] **Crocosmia masonorum* (L. Bol.) N. E. Br., *Crocus flavus* Weston, **C. reticulatus* Adam, *Dierama pendulum* (L. f.) Koch., **D. pulcherrimum* Baker, **Freesia refracta* (Jack.) Klatt, **Gladiolus imbricatus* L., *G. italicus* Mill., *Hesperantha falcata* (L. f.) Ker., *Homoglossum* sp., **Melaspherula ramosa* (L.) Ker. N. E. Br., **Romulea bulbocodium* (L.) Seb. et Maur., *R. columnae* Seb. et Maur.,

---

[1] Часто содержится в ботанических садах и упоминается в соответствующей литературе под названием *Antholyza aethiopica*.

Schizostylis coccinea Backh et Harv., *Sparaxis tricolor* (Schneev.) Ker., *Watsonia coccinea* Baker.

Семенную кожуру удаляли, семена размалывали на шаровой мельнице и обезжиривали охлажденным ацетоном. Запасные белки экстрагировали забуференным физиологическим раствором (pH 7.0) в течение 18 ч на холоде. Иммунизацию кроликов проводили, как описано ранее (Шнеер, 1983). Антисыворотки (АС) хранили лиофилизированными или замороженными в запаянных ампулах при —10 °С. Иммунодиффузию и иммуноэлектрофорез проводили в агарозо-крахмальном геле с использованием борат-фосфатного буфера (pH 7.6). Использовали растворы белка с концентрацией около 15 мг/мл. Для окрашивания пластинок использовали красители Coomassie Brilliant Blue R-250 и Thiazin Red. Для получения истощенных АС к 0.1 мл АС добавляли 1—1.5 мг белка в физиологическом растворе, инкубировали 3 ч при 37 °С и 18 ч при 4 °С и удаляли осадок центрифугированием. Интенсивность реакций иммунодиффузии (в линейной постановке) с истощенными АС определяли относительно реакций с неистощенными АС и оценивали визуально следующим образом: «—» — нет реакции; «±» — неопределенная реакция; «+» — слабая реакция; «++» — средняя реакция; «+++» — сильная реакция (практически равная реакции с неистощенной АС).

Обработку результатов опытов с истощенными АС проводили по методу R. Lester (1979), предложившего ряд эмпирических коэффициентов, которые учитывают способность различных белков истощать АС, а также реагировать с истощенными АС. По каждой АС составляется таблица результатов и производится расчет коэффициентов. Три первых коэффициента характеризуют способность белков реагировать с истощенными АС, они получаются путем учета данных по строкам таблицы. S no. pos. (коэффициент сходства по числу положительных реакций) — сумма всех положительных (принимаются за 1) и неопределенных (принимаются за 0.5) реакций, разделенная на соответствующую сумму для реперного белка. S ppt. pos. (коэффициент сходства по интенсивности положительных реакций) рассчитывается аналогично, но при этом учитывается интенсивность положительных реакций («+»=1; «++»=2; «+++»=3; «±»=0.5). S abs. pos. (коэффициент сходства по положительным реакциям) представляет собой среднее из двух первых коэффициентов. S abs. neg. (коэффициент сходства по отрицательным реакциям) характеризует способность белков истощать АС и рассчитывается по столбцам таблицы как сумма всех отрицательных (принимаются за 1) и неопределенных (принимаются за 0.5) реакций для каждого истощающего белка, разделенная на соответствующую сумму для реперного белка, взятого в качестве истощающего. S abs. mean (усредненный коэффициент адсорбционного сходства) представляет собой среднее из коэффициентов S abs. pos. и S abs. neg. и выступает как обобщенный показатель серологического сходства белков.

Используя величины S abs. mean как меру сходства, построили фенограмму сходства изученных родов путем кластер-анализа центроидным методом (Sneath, Sokal, 1973).

Результаты и обсуждение

Рассмотрение реакций двойной иммунодиффузии и иммуноэлектрофореза белков всех родов со всеми АС показало наличие 1—2 сильных линий преципитации и 2—3 слабых, минорных. Минорные компоненты, характерные для гомологичной реакции (реакции АС с тем белком, на который она была получена), как правило, обнаруживались в полном составе в реакциях только с белком вида того же рода или видов очень близких родов, но и то не всегда. Иногда ослабление гетерологичной реакции по сравнению с гомологичной выражалось в исчезновении некоторых линий, иногда — в уменьшении их интенсивности. Регистрируемое в реакциях число линий (даже сильных) определяется не только способностью АС давать линию преципитации с той или иной фракцией, на которые разделяется белок при иммунодиффузии или электрофорезе, но в такой же степени числом самих этих фракций, которое, как показывает опыт, может быть неодинаково у сравнительно близких родов и одинаково у далеких. Поэтому дифференцировать роды иксиевых по степени серологического сходства их белков исходя из числа и интенсивности линий преципитации оказалось невозможным. Ввиду малой информативности этих данных мы их не приводим.

Гораздо более результативным оказалось применение двух подходов, получивших широкое распространение в серотаксономии в последние годы (см. Шнеер, 1988), — использование истощенных АС и анализ «шпор». В нашей работе с *Iridaceae* истощение АС дало наглядные результаты по родам *Crocus* и *Romulea*. К сожалению, мы не имели возможности исследовать этим способом белки всех родов, так как метод требует сравнительно большого количества материала, которым мы не всегда располагали (тем более при обработке по методу Lester, где нужно, чтобы были поставлены все варианты, т. е. чтобы все АС были истощены всеми белками). Поэтому мы исследовали 8 родов, на белки которых имелись АС (АС *Romulea* не истощали из-за экономии материала, так как первые опыты показали, что реакции с нею практически идентичны реакциям с АС *Crocus* в пределах взятой нами группы таксонов).

Белки разных видов одного рода (*Crocus*, *Gladiolus*, *Dierama*) вели себя одинаково в реакциях с истощенными АС и при взаимодействии с белками (образовании «шпор») других родов, поэтому в таблицах и рисунках мы указываем только название рода. Исключением явилось образование «шпор» белками видов рода *Babiana* (см. ниже), для которого видовые названия даны.

ТАБЛИЦА 2

Результаты иммунодиффузии и коэффициенты сходства белков 8 родов иксиевых по реакциям с истощенной АС *Crocosmia*

Тестируемые белки	Истощающие белки										
	Melaspherula	*Anomatheca*	*Freesia*	*Crocosmia*	*Chasmanthe*	*Dierama*	*Gladiolus*	*Crocus*	S no. pos.	S ppt. pos.	S abs. pos.
Melaspherula	— — —	—	—	—	—	—	—	—	0.00	0.00	0.00
Anomatheca	+ + +	—	—	—	±	—	±	±	0.42	0.30	0.36
Freesia	+ + +	+	—	—	+	—	+ + +	+ +	0.83	0.67	0.75
Crocosmia	+ + +	+ + +	±	—	+ +	±	+ + +	+ + +	1.00	1.00	1.00
Chasmanthe	+ + +	+	—	—	—	—	+ +	+	0.67	0.47	0.57
Dierama	+ + +	+	—	—	±	—	+ +	+	0.75	0.50	0.68
Gladiolus	+ + +	±	—	—	—	—	— —	±	0.33	0.27	0.30
Crocus	+ + +	±	—	—	—	—	+	—	0.42	0.30	0.36
S abs. neg.	0.12	0.38	0.94	1.00	0.62	0.94	0.31	0.38			
S abs. mean	0.06	0.37	0.84	1.00	0.60	0.81	0.30	0.37			

В табл. 2. представлены результаты реакций белков с истощенной АС *Crocosmia* и рассчитанные коэффициенты адсорбции. Аналогичные таблицы были составлены для всех АС, но за неимением места мы их не приводим. Коэффициенты S abs. mean по всем АС были сведены в одну таблицу (табл. 3). Неполное соответствие результатов реципрокных тестов, обнаруживаемое в большинстве работ, где близость таксонов оценивается с помощью АС (Collier, O'Brien, 1985; Petersen, Fairbrothers, 1985), в нашей работе в наибольшей мере присуще

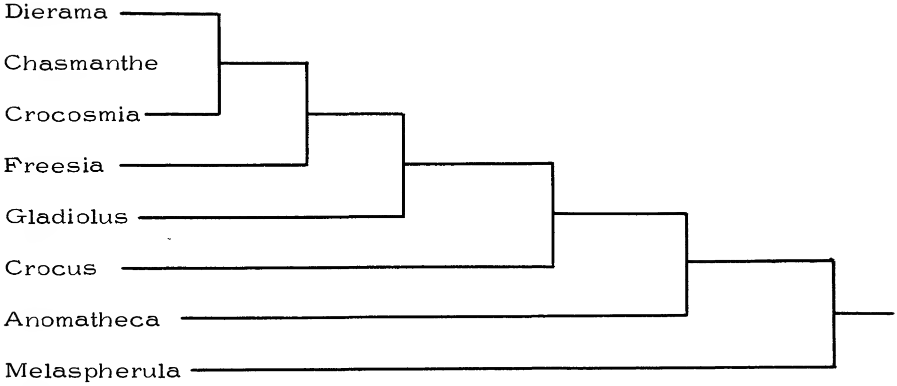


Рис. 1. Фенограмма серологического сходства белков, полученная путем кластеризации 8 родов иксиевых на основе значений коэффициента S abs. mean.

коэффициентам, характеризующим серологическое сходство рода *Melaspherula* с другими родами. Оно возникает за счет того, что белок *Melaspherula* в очень малой мере истощает все АС, и соответствующие значения коэффициента S abs. mean для *Melaspherula* оказываются очень низкими, тогда как суммирование коэффициентов S abs. pos. и S abs. neg. при выведении S abs. mean для белков других родов дает более высокие значения.

На рис. 1 представлена фенограмма серологического сходства белков 8 родов, построенная по результатам кластер-анализа данных из табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Значения коэффициента S abs. mean для белков 8 родов иксиевых по реакциям с 8 антисыворотками на белки этих родов

Белки	Антисыворотки							
	Melaspherula	*Anomatheca*	*Freesia*	*Crocosmia*	*Chasmanthe*	*Dierama*	*Gladiolus*	*Crocus*
Melaspherula	1.00	0.06	0.06	0.06	0.11	0.09	0.18	0.06
Anomatheca	0.09	1.00	0.53	0.37	0.19	0.23	0.27	0.35
Freesia	0.41	0.67	1.00	0.84	0.56	0.54	0.65	0.58
Crocosmia	0.54	0.49	0.65	1.00	0.62	0.62	0.64	0.60
Chasmanthe	0.52	0.38	0.48	0.60	1.00	0.68	0.35	0.56
Dierama	0.46	0.49	0.57	0.81	0.80	1.00	0.56	0.57
Gladiolus	0.48	0.46	0.46	0.31	0.32	0.36	1.00	0.49
Crocus	0.42	0.38	0.27	0.37	0.39	0.39	0.48	1.00

Образование «шпоры» белком, имеющим больше общих антигенных детерминант с реперным белком, чем другой белок, находящийся в соседней лунке, дает возможность сравнивать серологическое сходство белков относительно реперного белка. Метод неоднократно успешно применялся, но общепринятого способа представления и обработки такого рода данных пока нет. Иногда регистрируют наличие или отсутствие «шпор», определяют коэффициент корреляции и на этом основании судят о сходстве белков (Cristofolini, Feoli-Chiapella, 1977). Иногда, учитывая направление «шпор», разделяют все таксоны на группы согласно получающейся картине и, предполагая, что число групп соответствует числу общих детерминант у реперного белка и всех остальных белков, составляют диаграммы серологического сходства (Jensen, Buttner, 1981). Мы в нашей работе

ТАБЛИЦА 4

Взаимодействие линий преципитации белков в реакциях иммунодиффузии с АС *Chasmanthe*

Род	*Chasmanthe*	*Dierama*	*Crocosmia*	*Babiana*	*Freesia*	*Gladiolus*	*Acidanthera*	*Sparaxis*	*Anomatheca*	*Watsonia*	*Crocus*	*Romulea*	*Melaspherula*	*Schizostylis*	*Hesperantha*
Chasmanthe	0														
Dierama	|	0													
Crocosmia	|	|	0												
Babiana	|	|	=	0											
Freesia	|	|	|	=	0										
Gladiolus	|	|	|	|	|	0									
Acidanthera	|	|	|	|	|	=	0								
Sparaxis	|	|	|	|	|	×	×	0							
Anomatheca	|	|	|	|	|	|	|	|	0						
Watsonia	|	|	|	|	|	|	|	|	=	0					
Crocus	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	0				
Romulea	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	=	0			
Melaspherula	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	0		
Schizostylis	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	=	0	
Hesperantha	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	|	=	=	0

Примечание. | — белок, указанный сверху, дает «шпору» в сторону белка, указанного слева; = — слияние линий двух белков; × — перекрест линий двух белков; 0 — слияние линий одного белка (контроль).

учитывали наличие и направление «шпор» аналогично тому, как это делает U. Jensen, но результаты приводим не в виде диаграмм, а в виде рядов убывания серологического сходства белков. Для этого мы поставили реакции иммунодиффузии со всеми АС (неистощенными) так, чтобы были обеспечены все попарные сочетания белков. Просмотрев все пластинки, регистрировали слияние линий, наличие и направление «шпоры», перекрест (двойная «шпора») и результаты заносили в таблицы (для примера результаты, полученные с АС *Chasmanthe*, приведены в табл. 4). После этого сравнивали результаты по всем родам и строили ряды, где белки каждого слева расположенного рода дают «шпору» в направлении каждого справа расположенного рода, т. е. обладают большим числом общих детерминант с реперным белком. Белки, входящие в одну группу (столбец), дают друг с другом слияние линий или перекрест. Объединение этих двух типов реакции является некоторым упрощением, на наш взгляд допустимым, так как в обоих случаях нельзя ни один белок считать более сходным с реперным, чем другой. Роды, оказавшиеся в одной группе, не обязательно близкородственны, просто они сходны по количеству общих антигенных детерминант с реперным белком. Качественно эти детерминанты могут различаться.

Нужно заметить, что в нашей работе использовались суммарные белки, дающие несколько линий преципитации, и иногда несколько линий давали «шпоры», но чаще минорные линии сливались, «шпоры» образовывали 1 или 2 сильных линии, соответствующие медленно диффундирующим фракциям. В случае «шпор», образованных разными линиями, направление их всегда совпадало.

Этим методом были исследованы белки всех 16 родов, некоторые — лишь с отдельными АС из-за недостатка материала (*Hesperantha, Homoglossum*). Ряды серологического сходства для всех реперных родов представлены в табл. 5. Как можно видеть, дифференцирующая способность разных АС неодинакова. Так, если по реакциям с АС *Gladiolus* и *Chasmanthe* можно разделить все таксоны на 7 групп, то АС *Melaspherula* выделяет 2 рода, близких к реперному, а почти все остальные иксиевые оказываются одинаково удалены от него.

Картина, получающаяся при рассмотрении «шпор», подтверждает и дополняет ту, которую дали истощенные АС. Так, наиболее удаленным от остальных родом предстает *Melaspherula*. АС *Melaspherula* выявляет в качестве наиболее близких роды *Hesperantha* и *Schizostylis*. По мнению Goldblatt, эти 3 рода входят в подтрибу, включающую маленькие травянистые растения с клубнем, твердой деревянистой оболочкой (кроме *Schizostylis*, у которого — корневище) и преимущественно неспециализированными актиноморфными цветками. Родство *Hesperantha* и *Schizostylis* признавал еще Pax, но Hutchinson из-за наличия корневища поместил монотипный род *Schizostylis* в трибу *Aristeae*; *Hesperantha* и *Melaspherula* также оказались у него в разных трибах. Более детальное изучение строения подземных органов *Schizostylis* и *Hesperantha* позволило обнаружить много общего между ними, несмотря на внешнее различие (Rudall, 1984). Но если близость *Hesperantha* и *Schizostylis* в общем признана, то, по мнению Goldblatt, монотипный род *Melaspherula* — весьма разветвленные растения с зигоморфными цветками, трехкрылой коробочкой и основным числом хромосом, отличным от того, которое характерно для остальных членов этой подтрибы — не укладывается надлежащим образом в подтрибу, и он поместил этот род в нее, чтобы не создавать для *Melaspherula* отдельной подтрибы (Goldblatt, 1971, 1985). Кроме того, этот исследователь назвал *Melaspherula* «весьма необычным членом трибы иксиевых, не укладывающимся удовлетворительно ни в одну классификацию этого таксона» (Goldblatt, 1971: 389). Учитывая это, мы решили проверить результат, полученный при анализе «шпор», использовав истощенные АС (выборочно, из-за недостатка материала). Результаты приведены в табл. 6. Они подтверждают близость *Hesperantha, Schizostylis* и *Melaspherula*. Истощение АС *Gladiolus, Crocosmia* и *Chasmanthe* белком *Melaspherula* в гораздо большей степени ослабляет реакции с белками *Schizostylis* и *Hesperantha*, чем с белками других иксиевых. И, напротив, истощение АС *Melaspherula* белками *Chasmanthe* и *Gladiolus* ослабляет реакцию с белком *Schizostylis* гораздо меньше, чем реакции с белками других иксиевых. Таким образом, высокий уровень серологического сходства белков семян 3 родов — важный независимый признак, подтверждающий значительную близость *Melaspherula* с *Hesperantha* и *Schizostylis*. Но вся эта группа оказывается в положении если не «необычной», то по крайней мере отдаленной от остальных изученных нами родов иксиевых. Таким образом, наши данные более согласуются с мнением Goldblatt, чем Lewis, отнесшей эти роды к той же подтрибе, что роды *Gladiolus*, *Dierama* и др. Возможно, серологически эти роды обособлены еще более, чем морфологически. Некоторое незначительное серологическое сходство с *Melaspherula* сверх «общеиксиевого» можно обнаружить у рода *Gladiolus* в реакциях с истощенными АС (табл. 6). Белок *Melaspherula* истощает АС *Gladiolus* в большей степени, чем другие АС. Так как эти детерминанты, по-видимому, составляют небольшую часть от участвующих в реакциях, то при образовании «шпор» и при математической обработке данных они не выявляются. Родство рода *Gladiolus* и группы, включающей *Melaspherula* (через род *Geissorhiza*, не исследованный нами), предполагала Lewis (1954), но вопрос требует дальнейшего изучения.

Група *Melaspherula, Hesperantha, Schizostylis*, по нашим данным, оказывается отстоящей от других иксиевых даже далее, чем роды *Crocus* и *Romulea*, которые иногда выделяли в отдельное подсемейство. Серологическое сравнение белков *Crocus* и *Romulea* с белками других триб ирисовых подтвердили родство этих 2 родов между собой и с остальными иксиевыми (Шнеер, 1986). Представленные здесь результаты также демонстрируют бесспорную принадлежность *Crocus* и *Romulea* к иксиевым, хотя они, по-видимому, представляют отдельную ветвь, не обнаруживающую близости с какой-либо другой ветвью. Высказывалось предположение, что крокусовые могли произойти от группы со сходными, но менее редуцированными признаками, такими, как у родов *Geissorhiza, Engysiphon* и отчасти *Hesperantha* (Goldblatt, 1971). У нас исследовался только

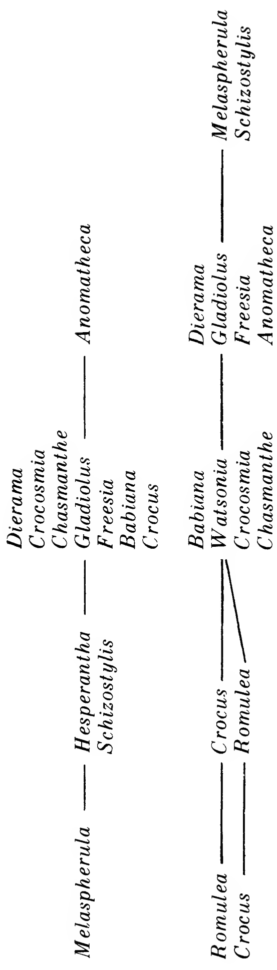
ТАБЛИЦА 5

Ряды убывания серологического сходства белков исследуемых родов, построенные после анализа «шпор» в реакциях иммунодиффузии

Реперные роды						
Dierama	*Crocosmia* *Chasmanthe* *Sparaxis* *Freesia* *Gladiolus* *Babiana*	*Watsonia* *Anomatheca* *Crocus* *Romulea*	*Melaspherula* *Hesperantha* *Schizostylis*			
Crocosmia	*Dierama* *Freesia* *Chasmanthe* *Babiana villosa*	*Babiana tubulosa*	*Sparaxis* *Gladiolus* *Acidanthera* *Homoglossum*	*Watsonia* *Anomatheca* *Crocus* *Romulea*	*Melaspherula* *Hesperantha* *Schizostylis*	
Gladiolus	*Acidanthera* *Homoglossum*	*Babiana tubulosa* *Crocosmia* *Chasmanthe* *Dierama*	*Babiana villosa* *Freesia* *Watsonia*	*Anomatheca* *Sparaxis*	*Crocus* *Romulea*	*Melaspherula* *Hesperantha* *Schizostylis*
Chasmanthe	*Dierama* *Crocosmia* *Babiana*	*Freesia*	*Sparaxis* *Gladiolus* *Acidanthera*	*Anomatheca* *Watsonia*	*Crocus* *Romulea*	*Melaspherula* *Hesperantha* *Schizostylis*
Anomatheca	*Freesia*	*Dierama* *Crocosmia* *Sparaxis* *Gladiolus* *Watsonia* *Crocus* *Romulea* *Chasmanthe*	*Melaspherula* *Schizostylis*			
Freesia	*Anomatheca* *Crocosmia*	*Dierama* *Sparaxis* *Gladiolus* *Watsonia* *Chasmanthe* *Babiana*	*Crocus* *Romulea*	*Melaspherula* *Schizostylis*		

род *Hesperantha*, и близости его к родам *Crocus* или *Romulea* не обнаружено.

Все данные демонстрируют значительное сходство белков *Dierama*, *Crocosmia*, *Chasmanthe*. В системах Pax и Hutchinson эти роды не принадлежали одному таксону. Lewis их поместила в одной подтрибе. Goldblatt поместил *Crocosmia* и *Chasmanthe* в одну подтрибу, а *Dierama* — в другую, учитывая главным образом кариологические, а также некоторые морфологические различия. M. de Vos (1982, 1984), много занимавшаяся этими родами, все же считает, что нет оснований для отделения *Ixiineae* от *Tritoniineae*, хотя признает, что род *Crocosmia* очень близок к роду *Chasmanthe*. Серологическое сходство белков этих родов высоко и не дает оснований для разделения этой группы, хотя нельзя сказать, что она серологически совершенно однородна. Так, белок *Crocosmia* обнаруживает большее, чем белки 2 других родов, сходство с белком *Freesia*. На фенограмме (рис. 1) *Freesia* объединяется в один кластер с *Dierama*, *Crocosmia* и *Chasmanthe*, однако род *Anomatheca*, по всем признакам очень близкий к *Freesia*, не вошел в этот кластер, и, вообще, белок этого рода не обнаруживает выраженного сходства ни с каким белком, кроме *Freesia*. Несомненное значительное сходство белков *Freesia* и *Anomatheca* выявляется при анализе «шпор» (табл. 5) и при обращении непосредственно к данным табл. 3. В реакциях с истощенными АС коэффициент S abs. mean для *Anomatheca* наиболее высок с *Freesia* (0.68 и 0.53), но так как *Freesia* имеет высокий коэффициент и с другими белками, а у *Anomatheca* с этими белками коэффициент низкий, на фенограмме *Freesia* и *Anomatheca* оказываются разобщены. Возможно, род *Anomatheca* произошел от рода *Freesia*, причем этот процесс сопровождался потерей части детерминант, присущих белкам более широкой группы иксиевых (которые и определяют сходство белка *Freesia* и других родов). По-видимому, при наличии таких, возможно, скачкообразных, «асимметричных» изменений фенограмма, получаемая при кластеризации, не может отразить всех существенных моментов отношений, которые выявляют серологические данные, и это нужно учитывать при их анализе. Goldblatt (1971, 1982) не находит признаков, говорящих о более тесной связи *Freesia* (и *Anomathca*) с какой-либо другой группой иксиевых, хотя полагает, что по строению оболочки клубня эти роды сходны с *Watsonia*, а по форме клубня — с *Tritonia*, *Ixia*, *Sparaxis* (кариотипы *Freesia* и *Tritonia* также очень сходны). Род *Crocosmia*, серологически сходный с *Freesia*, близок к *Tritonia*. В целом можно заключить, что серологически род *Freesia* (а через него — *Anomatheca*) примыкает к группе, включающей *Crocosmia*, *Dierama*, *Chasmanthe*.



Род *Gladiolus* и по «шпорам», и по реакциям с истощенными АС обнаруживает связь, с одной стороны, с группой *Crocosmia*, *Chasmanthe*, *Dierama*, *Freesia*, а с другой (как указывалось выше, менее определенно) — с родом *Melaspherula*. Нужно сказать, что при взаимодействии линий преципитации белка рода *Gladiolus* и белков других родов часто (чаще, чем у других белков) встречаются двойные «шпоры» (перекрест), что может указывать на сложный состав антигенных детерминант белка *Gladiolus* (т. е. наличие детер-

ТАБЛИЦА 6

Реакция иммунодиффузии белков родов из трибы *Hesperanthineae* Goldblatt и других иксиевых с некоторыми истощенными АС

Тестируемые белки	Антисыворотки				
	Melaspherula		*Gladiolus*	*Chasmanthe*	*Crocosmia*
	истощающие белки				
	Chasmanthe	*Gladiolus*	*Melaspherula*	*Melaspherula*	*Melaspherula*
Melaspherula	+ + +	+ + +	0	0	0
Hesperantha	—	—	0	±	±
Schizostylis	+ +	+	0	±	±
Chasmanthe	0	±	+	+ + +	+ + +
Gladiolus	±	0	+ + +	+	+ + +
Crocosmia	0	±	+ +	+ + +	+ + +
Freesia	0	±	+ +	+ +	+ + +
Anomatheca	0	0	+	+ +	+ + +
Crocus	0	±	+	+ +	+ + +

Примечание: «+ + +» — сильная реакция, идентичная реакции с неистощенной АС; «+ +» — средняя реакция; «+» — слабая реакция; «±» — неопределенная реакция; «0» — отсутствие реакции; «—» — вариант не исследовался.

минант, встречающихся в разных группах иксиевых), возможно, вследствие гибридоенного происхождени.

Анализ наших данных показывает, что лучше других определяются отношения тех родов, на белки которых имеются АС, а из остальных — тех, которые оказываются близки к реперным. Так, направление «шпор» свидетельствует о выраженном сходстве белков родов *Acidanthera* и *Homoglossum* с белком рода *Gladiolus*, что неудивительно, так как эти близкие роды образуют жизнеспособные гибриды и, по мнению ряда авторов, могут быть объединены в один род (Goldblatt, 1971).

Сложнее оказалось дело с теми родами, которые не сближаются тесно ни с одним из реперных родов.

Род *Sparaxis* Goldblatt (1969) сближает с родом *Dierama*, а в более ранних системах он включался в группу, содержащую роды *Gladiolus*, *Crocosmia*, *Melaspherula* и др. (рис. 1). Род *Melaspherula* у нас оказался вне этой группы, а род *Sparaxis*, судя по «шпорам» и по реакциям с некоторыми истощенными АС (данные не приводятся), обнаруживает средний уровень серологического сходства с родами *Dierama*, *Crocosmia*, *Chasmanthe*, *Freesia*, *Gladiolus*, не примыкая более тесно ни к одному из них.

Примерно такую же картину дает и род *Babiana*, хотя в системах Lewis и Goldblatt этот род помещается в отдельную подтрибу. У нас он примыкает к той же группе, что и *Sparaxis*. Стоит отметить, что 2 исследованных вида — *Babiana tubulosa* и *B. villosa* — давали несколько различные реакции (по направлению «шпор»), поэтому на схеме они указаны отдельно. Получается, например, что из 2 видов с белком *Crocosmia* более сходен белок *Babiana villosa*, а с белком *Gladiolus* — *Babiana tubulosa*; с другими реперными белками белки обоих видов сходны одинаково. Может быть род *Babiana*, большой и вариабельный по морфологии, неоднороден и серологически, и нужен более представительный материал для оценки его взаимоотношений с другими родами.

Трудно пока сказать что-либо о положении рода *Watsonia*. АС *Freesia* и *Anomatheca* (с этими родами род *Watsonia* иногда сближали по признаку двураздельного рыльца) не выявляют *Watsonia* как род более близкий, чем целый

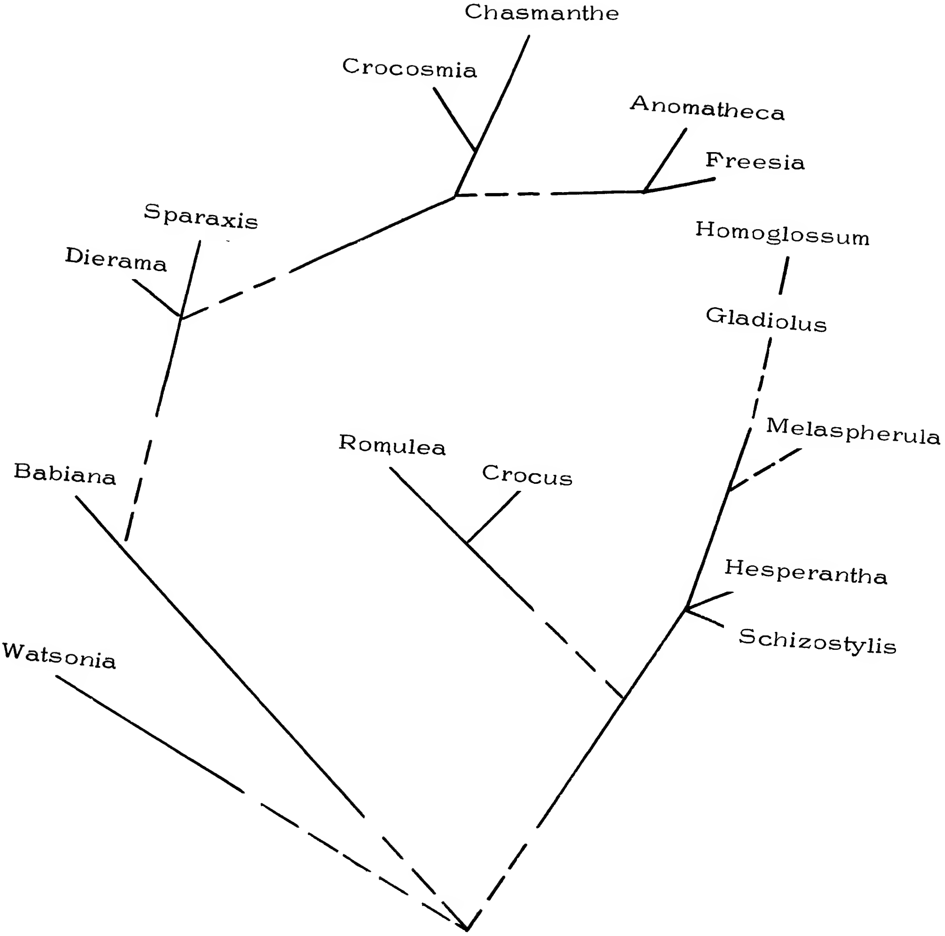


Рис. 2. Предполагаемые филогенетические отношения родов иксиевых по Goldblatt (1971).

ряд других. К основной группе (серологической), включающей несколько родов, этот род тоже не примыкает. Возможно, как предположил Goldblatt, *Watsonia* принадлежит к отдельной подтрибе. Более определенные данные можно было бы получить, имея АС *Watsonia*, но у нас, к сожалению, не было достаточно материала для этого. Отметим лишь, что полученные данные такому предположению не противоречат.

В результате всего вышесказанного серологически обособленными представляются следующие группы родов: 1) *Melaspherula, Hesperantha, Schizostylis*; 2) *Crocus, Romulea*; 3) *Watsonia* (?), по сравнению с которыми все остальные изученные роды обладают высоким уровнем сходства своих белков, т. е. выявляются 3 из 8 исследовавшихся подтриб sensu Goldblatt, а остальные исследованные нами представители 5 других объединяются вместе, так что по серологическим данным таксономическое дробление этой группы вряд ли оправдано. Однако мы считаем, что серотаксономический метод, хотя и именуется таксономическим, в первую очередь дает информацию филогенетическую и лишь косвенно — таксономическую. Поэтому сопоставим наши результаты со схемой предполагаемых филогенетических отношений родов иксиевых (рис. 2) из работы Goldblatt (1971). Можно видеть, что серологически сходные роды (кроме *Gladiolus*), входящие в 4 подтрибы, составляют здесь одну ветвь эволюции (*Babiana, Dierama, Sparaxis, Crocosmia, Chasmanthe, Freesia* и др.). Положение рода

Gladiolus — более всего бросающееся в глаза расхождение наших данных со схемой, так как согласно им этот род связан как с линией *Melaspherula*, так и с линией *Babiana—Freesia*. Как указывалось выше, серологически не подтверждается и предположение о родстве крокусовых с *Hesperanthineae*. В целом же наши данные лучше согласуются с представлениями об отношениях между иксиевыми Goldblatt, выработавшим их на основе знакомства с самой разнообразной таксономической информацией, чем с теми, что мы встречаем в трудах ранее работавших авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Шнеер В. С. О взаимосвязи *Iridaceae* и *Liliaceae* s. l. по результатам серологического исследования белков семян // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 1. С. 49—54. — *Шнеер В. С.* Серологические исследования в семействе *Iridaceae*. О родстве родов *Crocus* и *Romulea* и трибы *Ixieae* s. str. // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 341—345. — *Шнеер В. С.* Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1073—1084. — *Collier G. F., O'Brien S. J.* A molecular phylogeny of the *Felidae*: immunological distances // Evolution. 1985. Vol. 39, N 3. P. 473—487. — *Cristofolini G. Feoli-Chiapella L.* Serological systematics of the tribe *Genisteae (Fabaceae)* // Taxon. 1977. Vol. 26, N 1. P. 43—56. — *Goldblatt P.* The genus *Sparaxis* // J. South Afr. Bot. 1969. Vol. 35, N 4. P. 219—252. — *Goldblatt P.* Cytological and morphological studies in the Southern african *Iridaceae* // J. South Afr. Bot. 1971. Vol. 37, N 4. P. 317—460. — *Goldblatt P.* Systematics of *Freesia* Klatt (*Iridaceae*) // J. South Afr. Bot. 1982. Vol. 48, N 1. P. 39—91. — *Goldblatt P.* Systematics of the southern african genus *Geissorhiza (Iridaceae—Ixioideae)* // Ann. Mo. Bot. Gard. 1985. Vol. 72, N 2. P. 277—447. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. London, 1934. Vol. 2. 243 p. — *Jensen U., Buttner C.* The distribution of storage proteins in *Magnoliophytina* (angiosperms) and their serological similarities // Taxon. 1981. Vol. 30, N 2. P. 404—419. — *Lester R. N.* The use of protein characters in the taxonomy of *Solanum* and other *Solanaceae* // The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. London: Lin. Soc. Symp. Ser., 1979. P. 285—303. — *Lewis G. J.* Some aspects of the morphology, phylogeny and taxonomy of the South African *Iridaceae* // Ann. S. Afr. Mus. 1954. Vol. 40, N 1. P. 15—113. — *Pax F. Iridaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Tl 2. Abt. 5. P. 137—157. — *Petersen F. P., Fairbrothers D. E.* A serotaxonomic appraisal of the «Amentiferae» // Bull. Torr. Bot. Club. 1985. Vol. 112, N 1. P. 43—52. — *Rudall P.* Taxonomic and evolutionary implications of rhizome structure and secondary thickening in *Iridaceae* // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145, N 4. P. 524—534. — *Sneath P. H. A., Sokal R. R.* Numerical Taxonomy. San Francisco: Freeman, 1973. 573 p. — *Vos M. P. de.* The african genus *Tritonia* Ker-Gawler (*Iridaceae*). Pt. 1 // J. South Afr. Bot. 1982. Vol. 48, N 1. P. 105—163. — *Vos M. P. de.* The african genus *Crocosmia* Planchon // J. South Afr. Bot. 1984. Vol. 50, N 4. P. 463—478.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VIII 1989.

SUMMARY

The immunochemical comparison of seed storage proteins in the species of 16 genera of the *Ixieae* has been carried out using the preabsorbed antisera and analysis of «spurs» in the reactions of immunodiffusion. The high level of serological similarity has been found for proteins of the genera *Melaspherula, Hesperantha, Schizostylis.* This feature distinguishes these genera from the others investigated. The group *Crocus-Romulea* and, possibly, the genus *Watsonia* also occupy a separate position. The genera *Crocosmia, Dierama, Chasmanthe, Freesia* and some others possess very similar proteins, however, a closer relation between some genera in this group can be found serologically. The results obtained are discussed from the point of ideas about phylogenetic relationships of genera in the tribe.

УДК 581.1 : 582 : 582.579.2

© 1990

О. П. Крысь

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЛУГОВ ГОРНО-ЛЕСНОГО ПОЯСА УКРАИНСКИХ КАРПАТ

O. P. KRYS. THE GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF MEADOW FLORA OF THE MOUNTAIN-FOREST BELT OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Для лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат даны характеристики 398 видов сосудистых растений, отнесенных к 5 зональным географическим элементам (ЗГЭ), 8 типам ареала (ТА). В европейском ТА выделено 17 регионально-географических групп ареалов (РГГА). Во флоре лугов преобладают бореальные (43.5 %) и неморальные (33.1 %) элементы, основу которых (63.8 %) составляют виды низинно-горной эколого-географической группы. Это говорит о том, что флора лугов горно-лесного пояса ближе к равнинным, чем к высокогорным флористическим комплексам Европы. Анализ ТА показал, что ведущие позиции в этой флоре занимают европейские виды (41.9 %), большую роль в ее формировании сыграли также центры Древнего Средиземноморья и Азии. Европейский ТА состоит преимущественно из широкоареальных видов, охватывающих пространства Европы, Средиземноморья, Кавказа, Малой Азии и других смежных регионов, узкоареальных видов только 54 (13.6 %).

Украинские Карпаты — средневысотная горная страна, образующая сложную экологическую систему, которая влияет на природу и климат смежных регионов континента. Обезлесенные склоны и долины рек горно-лесного пояса Украинских Карпат заняты в основном мезофильной травянистой растительностью — лугами, которые образовались на месте вырубленных или выжженных лесов и кустарников, поэтому имеют разный возраст и находятся на разных стадиях задернения. Луга встречаются в пределах высот 250—1200 м над ур. м. на склонах разной крутизны и экспозиции.

В горной зоне Украинских Карпат, по данным районных агропромышленных объединений, насчитывается около 1 млн. га сельскохозяйственных угодий. Из них на природные кормовые угодья приходится 544 тыс. га (55 %), в том числе в Закарпатье — 233 тыс. га лугов (151 тыс. га пастбищ и 82 тыс. га сенокосов); в Прикарпатье — 311 тыс. га (180 тыс. га пастбищ и 131 тыс. га сенокосов), или соответственно по областям: Львовская — 118, 60 и 58; Ивано-Франковская — 121, 73 и 48; Черновицкая — 72, 47 и 25. Урожайность лугов горно-лесного пояса в настоящее время низкая — 10—15 ц сена или 3—11 ц кормовых единиц с гектара. Повышение их урожайности достигается за счет чрезмерного внесения минеральных удобрений и подсева семян неизвестного происхождения. Это приводит к разрастанию верховых злаков и разнотравья, особенно представителей родов *Centaurea* L., *Cirsium* Mill., *Deschampsia* Beauv., *Heracleum* L., *Ranunculus* L., *Senecio* L., *Solidago* L., *Veratrum* L. и др. В то же время заметно резкое сокращение ареалов, а то и исчезновение видов из родов *Armeria* Willd., *Arnica* L., *Gladiolus* L., *Lathyrus* L., *Ligularia* Cass., *Trifolium* L., *Vicia* L. и др.

Исследований, посвященных изучению флоры лугов горно-лесного пояса, практически нет. Фрагментарные данные имеются в работах H. Zapałowicz (1889), А. П. Ильинского (1945), М. И. Косца (1949), М. Г. Попова (1949), С. С. Харкевича (1949, 1951), Х. Ю. Руденко с соавторами (1951), К. Н. Игошиной (1955), В. И. Чопика (1958, 1965), С. С. Фодора (1974) и др.

Анализу флоры и классификации ареалов растений Карпат посвящены работы зарубежных и советских исследователей (Pax, 1898, 1908; Zapałowicz, 1909; Hayek, 1916; Попов, 1949; Чопик, 1958, 1976; Pawłowska, 1959; Котов, Чопик, 1960; Фодор, 1974, и др.). В этих работах авторы не придерживались единой концепции понятия «географический элемент флоры» и, как следствие, не выработали четкого представления о ботанико-географическом «лице» флоры Украинских Карпат. Применяется зонально-экологический подход при выделении элементов флоры (арктический, таежный, степной и т. д.), хотя говорится о регионально-географическом принципе. Ряд исследователей (Толмачев, 1932, 1935; Вульф, 1941; Клеопов, 1938; Юрцев, 1968, и др.) отмечают, что ареалы видов растений формируются в границах растительно-климатических зон. Необходимость использования зонального принципа для классификации географических элементов подчеркивал А. А. Гроссгейм (1936). М. Г. Попов, считавший, что «границы между солярными зонами являются коренными разделами флор и формаций» (Попов, 1949 : 82), убедительно доказал обоснованность и правомерность такого деления. А. С. Лазаренко (1944, 1956) применил зональный принцип при анализе флоры и классификации ареалов лиственных мхов советского Дальнего Востока, А. Н. Окснер (1946) — лихенофлоры Арктики. Используя этот метод, М. Ф. Макаревич (1963) проводит анализ лихенофлоры, а К. А. Малиновский (1980) — анализ флоры сосудистых растений высокогорий Украинских Карпат.

Общеизвестно, что виды растений до известной степени сохраняют приспособленность к природным зонам, в которых они возникли, где сформировались их ареалы и где эти ареалы флюктуируют, тем самым обособляются группы видов со сходным в общих чертах распространением. Поэтому географический элемент флоры представляется как совокупность конкретных ареалов отдельных видов растений, характеризующихся определенным пространственным размещением, современное распространение которых связано в основном с солярными зонами Земли. При таком подходе к географическому анализу наглядно выделяются зональные особенности изучаемой флоры, ее региональная специфика и географические связи.

Исходя из анализируемого материала и природно-географической специфики области Средней Европы, частью которой являются Украинские Карпаты, мы приняли следующие растительно-климатические зоны Евразии: арктическая, субарктическая, бореальная, неморальная, аридная, субтропическая и тропическая. Виды, встречающиеся в Арктике и в альпийском поясе, относим к арктоальпийскому элементу флоры, а горные виды — к монтанному.

На лугах горно-лесного пояса широко распространены виды, относимые нами к арктоальпийскому, монтанному, бореальному, неморальному и плюризональному географическим элементам.

Природные виды со своими конкретными ареалами объединяются по сходству их общих конфигураций в определенную группу, которую мы называем типом ареала. Типы ареалов с широким распространением не дают представления о формировании конкретной флоры, более интересен узкий, локальный ареал вида, тесно связанный с анализируемой флорой. В связи с этим считаем правомерным в составе ареалов, конкретно связанных с изучаемой флорой, в данном случае это европейский ТА, выделять регионально-географические группы ареалов, предложенные Б. В. Заверухой (1985).

В настоящей работе принята следующая классификационная схема таксономических единиц географического анализа: зональный географический элемент, тип ареала (ТА) и регионально-географическая группа ареалов (РГГА). Ареалы растений, произрастающих на лугах горно-лесного пояса, определяли с привлечением литературных источников (Flora Polska, 1919—1968; Флора СССР, 1934—1964; Флора УРСР, 1938—1965; Javorka, Soó, 1951; Flora Republicii populare Româna, 1952—1972; Soó, 1964—1970; Meusel et al., 1965; Флора северо-востока. . ., 1974—1977; Флора европейской. . ., 1974—1987; Злаки Украины, 1977). При отнесении природного вида к тому или иному географическому элементу учитывалась его распространенность в современной природной обстановке и принималась во внимание степень его специфичности для данной территории.

Существенным элементом структуры региона является соотношение групп видов, характерных для определенной зоны или пояса. Л. И. Малышев (1965) предложил объединять такие виды в эколого-географические группы. Взяв за основу высотное распределение растительных поясов, мы отнесли виды, произрастающие на лугах горно-лесного пояса Украинских Карпат, к 3 эколого-географическим группам: низинно-горной, включающей луга в поясах дубовых, буковых и еловых лесов до субальпийского пояса (т. е. до верхней границы леса); низинно-горно-субальпийской, включая субальпийский пояс; горно-субальпийской, включающей пояс буковых, еловых лесов и криволесья. Эколого-географические группы определяют принадлежность видов к экологическому режиму в определенных поясах, поэтому важно выделить экологические группы растений и их связи с распространением вида. При выделении экологических групп растений в основу положен общепринятый метод А. П. Шенникова (1950). Выделенные экологические группы характеризуют отношения видов к экологическим условиям, сложившимся на лугах горно-лесного пояса, и являются обобщением отношения их к различным значениям экологических факторов. При возникновении затруднений отнесения вида к одной из экологических групп решающим фактором служила его фитоценотическая роль в различных экологических условиях.

Для определения всей совокупности экологических условий мы устанавливали и жизненные формы растений, взяв за основу систему Раункиера.

Для лугов горно-лесного пояса мы составили характеристики 398 видов сосудистых растений, отнесенных нами к 5 зонально-географическим элементам и 8 ТА. В европейском ТА выделено 17 РГГА. Названия растений приведены по С. К. Черепанову (1981).

1. **Арктоальпийский элемент** объединяет виды растений с дизъюнктивными ареалами, растущие в Арктике и высокогорьях Голарктики, изредка — в горной лесной зоне. В составе изучаемого региона на лугах встречается 4 вида (1.0 %), относящиеся к 3 ТА.

1.1. Голарктический ТА объединяет виды, распространенные в Голарктике. На лугах горно-лесного пояса представлены *Allium sibiricum* L., *Phleum alpinum* L., встречающиеся на опушках и лужайках.

1.2. Евразиатский ТА объединяет виды, распространенные в Европе и Азии, здесь представлен *Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz.

1.3. Европейский ТА объединяет виды, распространенные преимущественно в Европе, например *Epilobium alsinifolium* Vill., растущий на влажных лугах верхнего горного пояса.

2. **Бореальный элемент** объединяет виды, распространенные преимущественно в зоне хвойных лесов Голарктики, хотя они могут встречаться и в других зонах. На лугах горно-лесного пояса произрастает 173 вида (43.5 %), отнесенных к 5 ТА. Основное ядро составляют виды евразиатского типа ареала.

2.1. Панбореальный ТА объединяет виды, растущие в бореальной зоне Голарктики. На лугах горно-лесного пояса таких видов 40 (23.1 % от общего числа видов элемента и 10.0 % от общего числа видов). Сюда мы относим *Cardamine pratensis* L., *Carex pallescens* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Omalotheca sylvatica* (L.) Sch. Bip. et F. Schultz и др.

2.2. Евразиатский ТА представлен 86 видами (49.7 % от общего числа видов элемента и 21.6 % от общего числа видов): *Hieracium pilosella* L., *Juncus* *effusus* L., *Prunella vulgaris* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Trifolium medium* L. и др.

2.3. Евросибирский ТА объединяет виды, растущие в бореальной зоне Европы и Сибири. Представлен 17 видами (соответственно 9.8 % и 4.2 %), среди которых *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli, *Heracleum sibiricum* L., *Ranunculus polyanthemos* L. и др.

2.4. Европейский ТА объединяет 29 видов (16.8 % и 7.3 %), растущих преимущественно в бореальной зоне Европы, предпочитающих открытые места темнохвойных лесов. Выделено 3 РГГА.

2.4.1. Европейско-бореальная РГГА распространена в лесной зоне от Британских островов до Урала, от Скандинавии до Балканского полуострова, часть видов заходит на юг Западной Сибири и Кавказа. Группа представлена 16 видами (55.2 % от бореальных видов европейского ТА). В качестве ее представителей можно привести *Alchemilla monticola* Opiz, *Agrostis canina* L., *Briza media* L., *Carex paniculata* L. и др. Виды этой группы широко распространены на лугах горно-лесного пояса, многие являются доминантами.

2.4.2. Западноевропейско-бореальная РГГА. Распространена почти во всей Западной Европе (кроме крайнего юга и севера), в центральных районах европейской части СССР с иррадиацией части видов на юг Западной Сибири и Кавказ. В исследуемой флоре эта группа представлена 8 видами (27.6 %), в том числе *Barbarea vulgaris* R. Br., *Campanula patula* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Viola canina* L. и др.

2.4.3. Южноевропейская бореальная РГГА. Распространена преимущественно в Западной Европе, европейской части СССР (кроме севера), Средиземноморье, на Кавказе, Иране, Малой Азии. В исследуемом районе эта группа представлена 5 видами (17.2 %): *Dactylorhiza majalis* (Reichenb.) P. F. Hunt et Summerhayes, *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Rorippa sylvestris* (L.) Bess., *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., *Veronica officinalis* L.

2.5. Европейско-североамериканский ТА объединяет виды, распространенные на влажных лугах в бореальной зоне Европы и Северной Америки. Типичным представителем является *Lysimachia nummularia* L.

Таким образом, основное ядро бореального элемента европейской ТА составляет европейско-бореальная РГГА.

3. **Неморальный элемент** объединяет виды растений, распространенные преимущественно в широколиственных лесах Европы и Азии. На лугах горно-лесного пояса произрастает 132 вида (33.1 %), отнесенных к 5 ТА. В европейском ТА выделено 6 РГГА.

3.1. Евразиатский ТА объединяет виды, распространенные в неморальной зоне Европы и Азии. На лугах горно-лесного пояса нами отмечено 46 видов (34.9 % от общего числа видов элемента и 11.6 % от всех видов). Это *Carex sylvatica* Huds., *Coronilla varia* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Scabiosa columbaria* L., *Senecio nemorensis* L., *Stachys sylvatica* L. и др. Большинство видов — типичные представители широколиственных лесов, в травостое лугов участие их незначительно кроме некоторых доминантов, таких как *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, *Carex vulpina* L., *Leucanthemum vulgare* L., *Lolium perenne* L. и др.

3.2. Евросибирский ТА объединяет виды, распространенные в широколиственных лесах Европы, Кавказа и Сибири. На лугах горно-лесного пояса насчитывается 11 видов (8.3 % от общего числа видов элемента). Это — *Achyrophorum maculatus* (L.) Scop., *Cardamine dentata* Schult., *Pimpinella saxifraga* L., *Succisa pratensis* Moench и другие нередко встречающиеся в разных формациях виды.

3.3. Паннеморальный ТА объединяет виды, распространенные в неморальной зоне Европы, Азии и Северной Америки. На лугах горно-лесного пояса встречаются всего 2 вида (1.5 %) — *Arabis sagittata* (Bertol.) DC. и *Polygonatum multiflorum* (L.) All.

3.4. Европейский ТА объединяет виды, распространенные в широколиственных лесах Европы и Кавказа с иррадиацией в Малую Азию и Средиземноморье. На лугах горно-лесного пояса произрастает 73 вида (55.3 % от общего числа видов элемента и 18.3 % от всех видов).

3.4.1. Европейско-малоазиатская РГГА. Включает виды, распространенные в широколиственных лесах Европы, Кавказа и Малой Азии, часть из них заходит на юг (в Средиземноморье) и на северо-восток (в Западную Сибирь). На лугах горно-лесного пояса выявлено 18 видов (24.6 % из числа видов европейского ТА): *Bellis perennis* L., *Bromus mollis* L., *Cynosurus cristatus* L., *Dipsacus fullonum* L., *Linum catharticum* L., *Trifolium alpestre* L. и др.

3.4.2. Европейско-кавказская РГГА. Объединяет виды, распространенные преимущественно в Западной Европе и на Кавказе. Представлена 13 видами (17.8 % видов европейского ТА): *Centaurea jacea* L., *Primula vulgaris* Huds., *Vicia cassubica* Ekvtim., *Viola hirta* L. и др.

3.4.3. Атлантическо-среднеевропейско-средиземноморская РГГА. Объединяет виды, распространенные в Атлантической и Средней Европе, Средиземноморье с иррадиацией на Кавказ. Представлена 14 видами (19.3 %): *Agrimonia eupatoria* L., *Holcus mollis* L., *Lysimachia punctata* L., *Mentha verticillata* L. и др.

3.4.4. Южноевропейская РГГА. Объединяет виды Средней, Восточной, Атлантической и Южной Европы. Представлена 9 видами (12.3 %): *Euphorbia cyparissias* L., *Tragopogon pratensis* L., *Trifolium dubium* Sibth., *Viola odorata* L. и др.

3.4.5. Атлантическо-среднеевропейская РГГА. Объединяет виды, распространенные в Атлантической и Средней Европе. Представлена 9 видами (12.3 %): *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek, *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Festuca arundinacea* Schreb., *Luzula campestris* (L.) DC., *Knautia dipsacifolia* Kreutzer и др.

3.4.6. Среднеевропейская РГГА. Объединяет виды, распространенные в Средней Европе. Представлена 10 видами (13.7 %): *Cirsium rivulare* (Jacq.) All., *Hieracium galbanum* Dahist. et Anderss., *Gladiolus imbricatus* L., *Pleurospermum austriacum* (L.) Hoffm., *Viola matutina* Klok. и др.

4. **Монтанный элемент** объединяет виды, распространенные в горных странах. На лугах горно-лесного пояса произрастают 64 вида (16.1 %), отнесенных к европейскому ТА, в составе которого выделено 10 РГГА.

4.1. Европейский ТА объединяет виды, распространенные в горах Европы с иррадиацией на Кавказ и в Средиземноморье.

4.1.1. Европейско-кавказская РГГА. Включает виды, распространенные в горах Европы и Кавказа. Выявлено 2 вида (3.1 % от числа видов ТА), растущих преимущественно на опушках лесов: *Hieracium vagum* Jord. и *Telekia speciosa* Schreb.

4.1.2. Европейско-монтанная РГГА. Объединяет виды, распространенные в горах Европы. На лугах горно-лесного пояса произрастают 4 вида (6.2 %): *Allium montanum* F. W. Schmidt, *Cerastium fontanum* Baumg., *Hieracium aurantiacum* L., *Euphrasia rostcoviana* Hayne.

4.1.3. Среднеевропейско-средиземноморская РГГА. Объединяет виды, растущие в горах Средней Европы, Кавказа, Малой Азии и Средиземноморья. Насчитывает 12 видов (18.8 %): *Hieracium scabiosum* Sudre, *Gentiana asclepiadea* L., *Laserpitium latifolium* L., *Trifolium pannonicum* Jacq. и др.

4.1.4. Среднеевропейско-монтанная РГГА. Объединяет виды, распространенные в горах Средней Европы. На лугах горно-лесного пояса выявлено 26 видов (40.6 %), в том числе *Achyrophorus uniflorus* (Vill.) Bluff et Fingerh., *Carlina acaulis* L., *Crepis conisifolia* (Gouan) A. Kerner, *Doronicum austriacum* Jacq., *Senecio fuchsii* C. C. Gmel. и другие виды, составляющие ядро европейского ТА монтанного элемента.

4.1.5. Восточнокарпатско-альпийско-балканская РГГА. Объединяет виды, растущие в горах Восточных Карпат, Альп и Балкан. На лугах горно-лесного пояса выявлено 5 видов (7.8 %): *Achillea stricta* (Koch) Schleich. ex Gremli, *Campanula abietina* Griseb. et Schenk, *Euphorbia carniolica* Jacq., *Scorzonera rosea* Waldst. et Kit., *Senecio subalpinus* Koch.

4.1.6. Карпатско-судетская РГГА. Представлена 1 видом (1.6 %) *Petasites kablicianus* Tausch ex Berčht.

4.1.7. Общекарпатская РГГА. Представлена 1 видом (1.6%), изредка встречающимся в верхней части горно-лесного пояса на лесных полянах и опушках, *Leucanthemum waldsteinii* (Sch. Bip.) Peuzar.

4.1.8. Восточнокарпатско-балканская РГГА. Объединяет виды, растущие в горах Восточных Карпат и Балкан. Выявлено 2 вида (3.1 %): *Carduus kerneri* Simonk. и *Dianthus compactus* Kit.

4.1.9. Юго-восточнокарпатская РГГА. Представлена 5 видами (7.8 %): *Centaurea carpatica* (Porc.) Porc., *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Melampyrum saxosum* Baumg., *Primula poloninensis* (Domin) Fed., *Phyteuma vagneri* A. Kerner.

4.1.10. Восточнокарпатская РГГА. Представлена 6 видами (9.4 %): *Carduus bicolorifolius* Klok., *Rumex rugosus* Campd., *Silene dubia* Herbich, *Tragopogon orientalis* L., *Thymus alpestris* Tausch ex Kerner, *T. alternans* Klok.

5. **Плюризональный элемент** объединяет виды, ареалы которых приурочены к 2—3 или больше зонам. Виды этого элемента широко представлены в рудеральных ценозах, частично заходят на луга, выступая даже эдификаторами (как *Poa annua* L.). В составе лугов горно-лесного пояса насчитывается 25 видов (6.3 %), которые отнесены к 3 ТА (кроме сорняков).

5.1. Космополитный ТА объединяет виды, распространенные почти во всех зонах Земли. На лугах горно-лесного пояса представлен 8 видами (32.0 %): *Cerastium holosteoides* Fries, *Carex cinerea* Poll., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Sagina procumbens* L. и др.

5.2. Голарктический ТА представлен 9 видами (36.0 %): *Equisetum arvense* L., *Potentilla anserina* L., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb. и другими, встречающимися на пастбищах и переувлажненных местах.

5.3. Евразиатский ТА представлен 8 видами (32.0 %): *Echium vulgare* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Medicago falcata* L., *Plantago media* L. и др. Некоторые из них, как *Plantago lanceolata* L., образуют сообщества.

Итак, во флороценотическом комплексе лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат выявлено 398 видов, относящихся к 178 родам и 38 семействам. Флористическая пропорция равна 1 : 4.7 : 10.5, что близко к аналогичным показателям для флоры Украины и типично также для флоры Голарктики. Для флоры лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат, как и для флоры Украины, характерно доминирование немногочисленных семейств. Так, наиболее богатые видами семейства *Asteraceae, Poaceae* и *Fabaceae* составляют 36.4 % всего числа видов, что несколько больше, чем для Украины в целом (34.5 %), а 10 ведущих семейств составляют 67.8 %, что также характерно для Голарктики. А. И. Толмачев (1974) указывает, что доминирование в спектре флоры ограниченного числа семейств объясняется суровостью условий, в которых происходят становление и развитие флоры, а также ее относительной молодостью. Родовой спектр свидетельствует о малой видовой насыщенности, в частности, только 3 рода (*Carex, Hieracium* и *Trifolium*) представлены 13—21 видами и могут быть отнесены к политипным, так как в них содержится 50 видов, или 12.4 % общего состава видов. Роды с одним видом составляют свыше половины всех родов флоры лугов горно-лесного пояса — 103 из 178, или 58.0 %. Довольно высокое участие в числе ведущих семейств *Fabaceae* (26 видов), *Caryophyllaceae* (25) и *Lamiaceae* (18) свидетельствует о влиянии на флору Украинских Карпат средиземноморского видообразовательного центра. Большая роль *Poaceae* (53), *Cyperaceae* (25), *Scrophulariaceae* (18), *Ranunculaceae* (9) указывает на близость к северным флорам. В спектре ведущих родов находятся и такие, как *Carex, Galium, Hieracium, Juncus, Poa, Ranunculus, Senecio, Trifolium*, в которых доминируют неморальные, монтанные и бореальные виды.

Большинство видов (306, или 76.9 %) составляют виды бореального (173, или 43.5 %) и неморального (133, или 33.4 %) элементов флоры. На долю монтанного элемента приходится всего 63 вида, или 15.8 %; арктоальпийского — 4, или 1.0 %; плюризонального — 25, или 6.3 %. Следовательно, исследуемая флора ближе к бореальным и неморальным комплексам равнинных флор Евразии, чем к ее высокогорным флорам. По типам ареалов преобладают европейские виды (167, или 41.9 %), затем идут евразиатские (141, или 35.4 %), панбореальные (40, или 10.2 %), евросибирские (28, или 7.0 %), голарктические (11, или 2.7 %), космополитные (8, или 2.0 %), паннеморальные (2, или 0.5 %) и европейско-североамериканские (1, или 0.2 %). Таким образом, в формировании флоры лугов горно-лесного пояса значительную роль сыграли кроме европейских и центры, находящиеся в пределах Древнего Средиземноморья.

Анализируя РГГА, видим, что европейский ТА состоит преимущественно из широкоареальных видов, охватывающих Европу, Средиземноморье, Кавказ, Малую Азию и другие смежные регионы. Только 54 вида, или 32.7 % от видов европейского ТА и 13.6 % от всех видов, распространены в Средней Европе, из которых 6 видов являются эндемиками Восточных Карпат, 5 — юго-восточных Карпат, 6 — восточнокарпатско-альпийско-балканских, 1 — общекарпатским и 1 — карпатско-судетским эндемиком. Эндемичные виды Восточных Карпат и Средней Европы образуют автохтонное ядро флоры и свидетельствуют об ее истории, связанной с бореальными и неморальными лесами и с высокогорьем. По сравнению с другими природно-историческими горными регионами (Кавказ, Балканы, Альпы), где эндемики составляют до 10 % их флоры, эндемизм флоры лугов выражен мало, что подтверждает миграционный характер видов и историческую молодость флоры.

Анализ флоры лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат, характер эндемизма, ботанико-географические связи с равнинными и горными системами Европы и Азии дают основание считать, что современная флора лугов горно-лесного пояса представляет гетерогенный комплекс разных по возрасту и происхождению, экологии, ценотическим особенностям видов, она слагается из бореальных, неморальных, монтанных, арктоальпийских и плюризональных географических элементов.

Начало образования растительного покрова в Украинских Карпатах относят к позднему миоцену—раннему плиоцену (Pax, 1898; Козий, 1963; Попов, 1949, и др.), когда уже были сформированы Балканы, Альпы, Кавказ, Тянь-Шань и другие горные системы. В предгорьях Карпат в то время господствовала флора, близкая к тропической (Pax, 1898). В конце плиоцена климат изменился в сторону похолодания (Щекина, 1960). Палеоботанические находки до-четвертичного периода свидетельствуют о том, что уже в плиоцене Карпаты были покрыты лесами, в состав которых входили виды родов *Abies, Betula, Carpinus, Fagus, Pinus, Quercus, Ulmus* (Козий, 1963). Карпатские лиственные леса, сформировавшиеся в плиоцене (Клеопов, 1941) из представителей тургайской флоры (*Alnus, Betula, Castanea, Fagus, Ulmus* и др.), которая к концу миоцена достигла приатлантической Европы (Криштофович, 1958), вследствие похолоданий в плейстоцене (Щекина, 1960) вытеснялись хвойными, которые поселялись на маломощных и бедных почвах горных склонов и вершин. Очевидно, в период общего похолодания с хвойными в Карпаты проникли и бореальные луговые виды — представители родов *Agrostis, Anthoxanthum, Calamagrostis, Festuca, Dactylis, Poa, Phleum, Nardus* и другие, вытесняя теплолюбивую флору Средиземноморья и неморальных представителей родов *Arrhenatherum, Holcus, Galium, Melica, Dipsacus, Lolium, Symphytum, Trifolium* и других, которые пережили инвазию бореальной флоры и растительности, сохранившись в убежищах. С формированием в конце плиоцена широколиственных лесов (Клеопов, 1941) участие неморальных элементов начало возрастать. В дальнейшем плейстоценовые оледенения значительно обеднили флору Карпат, в ней закрепились бореальные элементы, произошел обмен высокогорными видами в горных системах Европы и Азии.

Флора лугов горно-лесного пояса обогащалась и за счет проникновения видов из смежных территорий, что свидетельствует и о миграционном характере данной флоры. Мезофильная травянистая растительность первоначально поселялась на безлесных вершинах, лужайках, среди лесов и в редколесьях. Подтверждением сказанному может служить широкое распространение на лугах таких эндемичных видов, как *Campanula abietina, Centaurea carpatica, Euphorbia carniolica, Tragopogon orientalis, Thymus alternans.*

Учитывая смещение флор в связи с ледниковыми похолоданиями, дальнейшее возрастание суровости климата и его континентализации, можно предположить, что современные луговые растения и зачатки лугов Украинских Карпат сформировались в условиях преобладания бореальных элементов в плейстоцене как из остатков местной третичной флоры, так и других элементов флоры, пришедших в ледниковую эпоху из соседних горных систем и равнин. Предлуговые сообщества, возможно, зарождались под пологом разреженных лесов, на опушках и полянах (Шенников, 1941), возможно, на местах группировок из мохообразных, папоротникообразных или древних травянистых покрытосеменных. Растительный покров луговых сообществ в процессе постепенного развития подвергался трансформации, дифференциации и усложнению в зависимости от геологической истории местности, орографических, климатических и почвенных условий, от биологических и экологических особенностей отдельных таксонов. Так как в Карпатах преобладали буковые и еловые леса, под их разреженным пологом и зарождалась луговая растительность. Можно предположить, что уже тогда формировались лесо-луговые, луговые, болотно-луговые сообщества. Вначале развивались крупнотравье (*Aegopodium podagraria, Anthriscus sylvestris, Geranium sylvaticum*), крупнозлаковые сообщества (*Calamagrostis arundinacea, Dactylis glomerata, Deschampsia caespitosa, Festuca pratensis* и др.), но наступившие вслед за развитием человеческой деятельности систематический выпас и сенокошение привели, с одной стороны, к выпадению высокорослых видов, а с другой — к резкому увеличению таких низкорослых видов, как *Cynosurus cristatus, Festuca rubra, Nardus stricta, Trifolium repens, T. pratense* и др.

Современные послелесные луга Украинских Карпат представлены сборными сообществами, в которых наряду с филоценогенетическим ядром видов луговой растительности, состоящей из 173 видов, что составляет 43.5 % от всех видов, участвуют также виды других растительных сообществ: лугово-лесных (8.8 %), лугово-болотных (4.5 %), лугово-рудеральных (6.0 %), лесолуговых (29.4 %) и болотно-луговых (7.8 %).

Виды луговой группы определяют фитоценотическую роль в сообществах, многие являются доминантами и содоминантами. Почти половину их (48.6 %) составляют виды бореального происхождения, три четверти (76.0 %) которых широко распространены в Голарктике и только одна четверть (24.0 %) европейского происхождения. В группе лесолуговых видов преобладают неморальные элементы (48.7 %) европейского ТА (59.6 %). Следовательно, в образовании луговой флоры Украинских Карпат определяющую роль сыграли аллохтонные бореальные виды.

По количеству доминантов выделяются виды бореального элемента (67.0 %). На долю неморальных доминантных видов приходится 21.3 %, плюризональных — 6.4 и монтанных — 5.3 %. Среди доминантов бореального элемента 54.0 % видов относится к евразиатскому, 27.0 — к панбореальному, 14.3 — к европейскому и 4.7 % — к евросибирскому типам ареалов. Это широко распространенные, образующие формации и составляющие основу луговых травостоев виды (*Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense* и др.). Неморальные доминанты также довольно широко представлены на лугах горно-лесного пояса видами евразиатского (45.0 %), евросибирского (10.0 %) и европейского (45.0 %) типов ареалов. Плюризональный элемент представлен доминантами, относящимися к евразиатскому (2 вида), голарктическому (1 вид) и космополитному (3 вида) типам ареалов. Доминирующие монтанные виды *Arnica montana*, *Trifolium pannonicum*, *Astrantia major* представлены европейским ТА, их сообщества в последние десятилетия резко сокращаются из-за нерационального использования лугов, в то время как обилие европейских бореальных видов *Briza media*, *Nardus stricta*, *Trisetum flavescens* возрастает.

Анализируя распространение доминантных видов на лугах горно-лесного пояса видно, что только 24.5 % их относится к европейскому ТА, остальные же доминантные виды формируют аналогичные луговые сообщества и в других регионах Голарктики. Выявлено тем самым определенное сходство лугов равнин и гор Европы и Азии.

Виды, произрастающие на лугах, широко представлены в низинном, предгорном, горном и субальпийском поясах. Анализ эколого-географических групп, дифференцированных по высотному и географическому распространению слагающих их видов, дает наглядное представление о структуре горной флоры лугов Украинских Карпат и возможных путях ее миграции.

Низинно-горная группа включает 254 вида, или 63.8 % от всей флоры. Основу ее составляют бореальные (46.9 %) и неморальные (42.1 %) элементы евразиатского (41.7 %) и европейского (33.1 %) типов ареалов, из которых существенную роль в строении луговых фитоценозов играют *Cynosurus cristatus*, *Festuca arundinacea*, *Holcus lanatus*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium medium* и др.

Низинно-горно-субальпийская группа небольшая по численности, включает 93 вида, или 23.4 %, но именно ей принадлежит господствующее положение в травостоях лугов. Бореальные и неморальные виды этой группы (*Agrostis tenuis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Vaccinium myrtillus* и др.) широко распространены в пределах Азии (62.8 %) и Европы (37.2 %). Это наводит на мысль, что формирование комплекса низинно-горной и низинно-горно-субальпийской групп видов евразиатского, европейского, евросибирского и других типов ареалов неморального, бореального и плюризонального элементов происходило преимущественно за счет расселения видов со стороны Европейской равнины.

Монтанные виды этих групп (*Astrantia major*, *Carduus bicolorifolius*, *Tragopogon orientalis* и др.) в связи с вырубкой лесов спустились в предгорья и на равнины и прочно обосновались на предгорных склонах, в речных долинах, на лесных лужайках и опушках.

Горно-субальпийская группа представлена 51 видом, что составляет 12.8 %. Это преимущественно виды европейского ТА (88.2 %), растущие в высокогорьях Средней Европы и спускающиеся в верхний горно-лесной пояс на полузадерненные склоны, лесные лужайки и опушки, берега ручьев (*Arnica montana*, *Leontodon danubialis*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Petasites kablikianus* и др.).

Большое участие низинных и высокогорных видов во флоре лугов горно-лесного пояса нельзя объяснить только случайным их захождением на горные луга. Очевидно, в настоящее время продолжается процесс формирования луговых фитоценозов.

При анализе эколого-географических групп, дифференцированных по географическим элементам и типам ареалов, выявлено, что основу (63.8 %) луговой флоры горно-лесного пояса составляют виды низинно-горной эколого-географической группы бореальных и неморальных элементов, относящихся к европейскому и евразиатскому типам ареалов, но определяющая фитоценотическая роль принадлежит видам низинно-горно-субальпийской группы тех же элементов и типов. Преобладание низинно-горной (63.8 %) и низинно-горно-субальпийской (23.4 %) групп над горно-субальпийской (12.8 %) эколого-географической группой позволяет отнести горную флору послелесных лугов Украинских Карпат к равнинно-горному типу.

На лугах горно-лесного пояса преобладают 2 группы растений: нормального увлажнения — мезофиты (67.8 %) и переувлажненного — мезогидрофиты (12.6 %), гидромезофиты (3.0 %) и оксиломезофиты (5.8 %), представленные преимущественно неморальным (37.2 %) и бореальным (35.7 %) элементами; на долю монтанного элемента приходится 21.2 %; плюризонального — 4.8 и аркто-альпийского — 1.1 %. Это соотношение хорошо отражает современные климатические условия Украинских Карпат как одного из регионов с умеренно влажным континентальным климатом.

В группе мезофитов выделяются неморальные (37.2 %) и бореальные (35.7 %) элементы европейского (47.9 %) и евразиатского (32.3 %) типов ареала, на долю других типов приходится 19.8 %. Виды бореального элемента евразиатского и панбореального типов ареалов более приспособлены к переувлажненным лугам, они преимущественно формируют группы гидромезофитов, мезогидрофитов и оксиломезофитов (*Deschampsia cespitosa, Poa palustris, Molinia coerulea, Carex flava* и др.). Можно предположить, что формирование мезофильного комплекса лугов горно-лесного пояса происходило за счет широко распространенных неморальных и бореальных элементов регионов Северной Азии и Европы.

Психромезофиты и эуксеромезофиты составляют соответственно 5.8 и 5.0 % от всей флоры, в обеих группах близко соотношение европейских и евразиатских видов (по 8—10). Но ведущая фитоценотическая роль принадлежит бореальным элементам из группы психромезофитов (*Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum, Nardus stricta, Potentilla erecta* и др.).

Анализ распределения жизненных форм показал, что среди растений, растущих на лугах горно-лесного пояса, преобладают гемикриптофиты (77.1 %), они представлены во всех экологических группах, но преобладают в группе мезофитов (71.3 %). Многие из них доминируют в луговых фитоценозах и в основном состоят из бореальных (43.3 %), неморальных (37.1 %) и монтанных (16.3 %) элементов, которые представлены европейским (44.0 %), евразиатским (37.4 %), панбореальным (10.1 %) и европейским (6.5 %) типами ареалов.

Группы терофитов (9.1 %) и геофитов (7.3 %), представленные в основном бореальным элементом европейского и евразиатского ТА, существенного ценотического значения не имеют, кроме видов рода *Rhinanthus*. Представители малочисленных групп хамефитов (2.0 %) — *Vaccinium myrtillus, Thymus pulegioides* и другие, гелофитов — (4.5 %) — *Carex vesicaria, Glyceria fluitans, Eriophorum latifolium* и другие широко распространены в группах эуксеромезофитов, мезогидрофитов и оксиломезофитов. Таким образом, ядро луговой флоры состоит из гемикриптофитов—мезофитов, широко распространенных в Европе и Азии.

Итак, современная флора лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат гетерогенна, так как состоит из аллохтонного и автохтонного элементов. В ее составе сохранились представители палеокомплексов, сформировавшиеся в разное геологическое время. На протяжении плейстоцена флора региона претерпела ряд изменений, обогатилась аллохтонными элементами, окончательно сложился современный видовой состав с преобладанием бореальных и неморальных элементов европейского и евразиатского типов ареала. Сравнительно небольшое количество эндемиков свидетельствует о том, что флора лугов формировалась в основном за счет видов с широкими ареалами, она менее видоспецифична и исторически более молодая, чем флора близлежащих горных систем. В последнее тысячелетие возникли и развились новые комплексы — рудеральный и сорно-полевой, а также группа адвентивных растений, что приводит к заметному изменению состава флоры. В будущем следует ожидать еще более сильного воздействия человека на флору. Поэтому так важно изучить современное состояние лугов, сохранить видовое разнообразие и генетическое богатство составляющих их элементов для выработки научно обоснованных и действенных природоохранных и хозяйственных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вульф Е. В. Понятие «элемент флоры» в ботанической географии // Изв. Всесоюз. географ. о-ва. 1941. Т. 73, вып. 2. С. 155—168. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та АзФАН АН СССР. Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1936. Т. 1. 257 с. — *Заверуха Б. В.* Флора Волыно-Подолии и ее генезис. Киев: Наук. думка, 1985. 188 с. — *Злаки* Украины / Отв. ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Киев: Наук. думка, 1977. 518 с. — *Игошина К. Н.* Дополнения к флоре Закарпатской области УССР // Ботан. материалы гербария БИН АН СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 17. С. 461—517. — *Ильинский А. П.* Растительность Советских Карпат // Бюл. МОИП. Отд. биол. Н. С. 1945. Т. 50, вып. 3—4. С. 80—101. — *Клеопов Ю. Д.* Проект классифікаї географічних елементів для аналізу флори УРСР // Журнал Ін-ту ботаніки АН УРСР. 1938. № 17. С. 209—219. — *Клеопов Ю. Д.* Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1. С. 183—256. — *Козий Г. В.* История флоры и растительности Украинских Карпат // Флора и фауна Карпат. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 2. С. 5—15. — *Котов М. И., Чопик В. И.* Основные черты флоры и растительности Украинских Карпат // Флора и фауна Карпат. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 3—33. — *Косець М. І.* Нарис рослинності гірської частини Закарпатської області // Ботан. журн. АН УРСР. 1949. Т. 6, № 1. С. 42—57. — *Криштофович А. Н.* Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 7—41. — *Лазаренко А. С.* Неморальный элемент биофлоры советского Дальнего Востока // Сов. ботаника. 1944. № 6. С. 43—55. — *Лазаренко А. С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. 1956. Т. 13, № 1. С. 31—40. — *Макаревич М. Ф.* Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ: Изд-во АН УРСР, 1963. 263 с. — *Малышев Л. И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 367 с. — *Малиновський К. А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1980. 278 с. — *Окснер А. Н.* Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 2. С. 475—490. — *Попов М. Г.* Очерк флоры и растительности Карпат. М.: МОИП, 1949. 303 с. — *Руденко Х. Ю., Фодор С. С., Різниченко О. П.* Матеріали до флори Закарпатської області // Наук. зап. Біол. сер. Ужгород: Обласне книжково-журнальные видавництво, 1951. Т. 4. С. 17—43. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части восточного Таймыра // Тр. Полярной комиссии. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Ч. 1, вып. 8. С. 1—126; 1932. Ч. 2, вып. 13. С. 5—75; 1935. Ч. 3, вып. 25. С. 5—80. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 243 с. — *Флора* европейской части СССР / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1974—1987. Т. 1—6. — *Флора* УРСР. Київ: Изд-во АН УРСР, 1938—1965. Т. 1—12. — *Флора* северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1974—1977. Т. 1—4. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964. Т. 1—30. — *Фодор С. С.* Флора Закарпаття. Львів: Вища школа при Льв. ун-ті, 1974. 208 с. — *Харкевич С. С.* Про флору й рослинність гірської частини Закарпатської області УРСР // Студ. наук. праці Київського державного університету. 1949. Вып. 8. С. 83—90. — *Харкевич С. С.* К флоре Закарпатской области // Ботан. материалы гербария БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 14. С. 53—69. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чопик В. І.* Флора і рослинність західної частини Українських Карпат. Київ: Изд-во АН УРСР, 1958. 57 с. — *Чопик В. І.* Нові та маловідомі види з флори Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1965. Т. 22, № 5. 87 с. — *Чопик В. І.* Високогірна флора Українських Карпат. Київ: Наук. думка, 1976. 268 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 374 с. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 507 с. — *Щекина Н. А.* История неогеновой флоры Украинских Карпат и Прикарпатья // Флора и фауна Карпат. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 58—74. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 234 с. — *Flora* Polska. Kraków: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 1919—1968. T. 1—12. — *Flora* Republicii Populare Româna. Bucureşti: Editura Academiei Republicii populare Române, 1952—1972. T. 1—12. — *Hayek A.* Die Pflanzendecke Österreich-Ungarns. Leipzig; Wien, 1916. 602 S. — *Javorka S., Soó R.* A magyar novenyvilag kezikonyve. Budapest: Akademiai kiado, 1951. 1120 S. — *Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1965. 583 S. — *Pawłowska S.* Charakterystyka statyczna i elementy flory polskej. Szata roślinna Polski, 1959. S. 129—225. — *Pax F.* Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Die Vegetation der Erde. Leipzig, 1898. Bd 1. S. 1—269; 1908. Bd 2. S. 1—321. — *Soó R.* A magyar flora es vegetacio rendszertani novenyfoldrajazi kezikonyve. Budapest: Akademiai kiado, 1964—1970. T. 1—4. — *Zapałowicz H.* Roślinna szata gór Pokucko-Marmoroskich // Sprawozd. Kom. Fizjogr. Kraków, 1889. T. 24. 387 S. — *Zapałowicz H.* Prof. F. Paxa «Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen» ze stanowiska naszego przyrodoznawstwa. Kosmos, 1909. T. 34. S. 924—992.

Ужгородский государственный университет. Получено 15 III 1989.

SUMMARY

The characteristics of 398 species of vascular plants from the meadow flora of the mountain-forest belt of the Ukrainian Carpathians are presented. These species belong to 5 zonal geographical elements and to 8 types of areas (TA). There are 17 regional geographic groups of areas in the European TA. It has been established that boreal (43.5 %) and nemoral (33.1 %) floristic elements predominate in the flora of the meadows. It indicates that the meadow flora of the mountain-forest belt of the Ukrainian Carpathians is much closer to the plain floristic complexes than to the high-mountain ones of Europe. The analysis of TA shows that European types (41.9 %) of the species predominate here although the centres of the Ancient Mediterranean and Asia (besides that of Europe) also participated in the meadow flora formation. The European TA consists mainly of the species with wide areas that occupy the territory of Europe, the Mediterranean Sea, the Caucasus, Asia Minor and other adjacent regions. The presence of species endemic for the Eastern Carpathians and Middle Europe (12.3 %) in the meadows of the mountain-forest belt proves the autochtonian core of meadow flora formation and its originality.

УДК 582.32 : 581.526.543

© 1990

М. Ф. Бойко

ТИПЫ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ МОХООБРАЗНЫХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

M. F. BOIKO. TYPES OF LIFE STRATEGIES OF BRYOPHYTES IN THE STEPPE ZONE

Среди мохообразных степной зоны Русской равнины выделено 5 типов по различиям в их жизненной стратегии. В основу выделения типов положен комплекс ценотических, экологических и биологических признаков. Учитывались особенности положения видов в ценозах, связь с субстратом, степень зависимости видов от ценозов, длительность существования в данном ценозе, длительность жизни особей, характер положения половых органов и спорогонов на стебле, особенности размножения — полового и вегетативного, наличие выводковых органов, тип жизненной формы, тип жизненного цикла и некоторые другие особенности.

Типы жизненной стратегии бриофитов: 1) бриоэксплеренты ценотические, 2) бриоэксплеренты пионерные, 3) бриопатиенты ценотические, 4) бриопатиенты экотопические, 5) бриовиоленты.

Отдельные виды растений и их группы занимают в растительных сообществах определенное место в зависимости от специфики своих эколого-биологических особенностей и возможностей их реализации. Они отличаются особенностями реагирования на условия окружающей среды, на жизненные проявления других видов и групп живых организмов. Необходимость выделения групп видов по их значению, роли в ценозах, реакциям на воздействия различных факторов среды, выражающимся в выработке приспособительных адаптаций для успешного существования в сообществе, возникла уже давно. Еще Lorenz (1858, по: Работнов, 1983) выделял две сильно различающиеся группы видов в сообществах — организующие и случайные. Г. Н. Высоцкий (1915) называл их превалидами и ингредиентами, И. К. Пачоский (1917) — компонентами и ингредиентами, а В. Н. Сукачев (1928) — эдификаторами (создателями, строителями сообщества) и ассектаторами (соучастниками в построении сообщества). А. П. Ильинский (1921) различал еще одну промежуточную группу — семиингредиенты, или квазикомпоненты.

Однако такое выделение групп типов видов только по их ценотической значимости (т. е. фитоценотипов) не отражает многих особенностей взаимоотношений видов в фитоценозе. Л. Г. Раменский (1935, 1938) классифицировал виды по их различиям в способности к совместному произрастанию в фитоценозах. Он различал три «ценобиотических типа»: виоленты (силовики), патиенты (выносливцы) и эксплеренты (выполняющие). Виоленты — конкурентномощные растения, энергично развиваются, захватывают и удерживают территорию, подавляют другие виды. Патиенты — это виды растений, которые вследствие своей выносливости к постоянно или временно действующим суровым условиям приспособились к существованию в фитоценозах. Эксплеренты — конкурентно-слабые растения, но они способны быстро захватывать участки освободившейся территории и также быстро уходить из фитоценоза под воздействием более сильных растений.

По Т. А. Работнову (1975), эта классификация отражает стратегии жизни видов в фитоценозах. Под стратегией жизни видов он понимает совокупность приспособлений (свойств, черт), которые обеспечивают виду возможность произрастать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозах. Такие же группы видов выделил J. Grime (1979) и назвал их соответственно: конкуренты, стресс-толеранты, рудералы. Кроме системы Раменского-Грайма предложены и другие варианты типов жизненных стратегий. E. Pianka (1970; Пианка, 1981) разделил все виды на два типа стратегий. При выделении их он использовал не только экологический и ценотический критерии, а общий экобиологический — относительное количество вещества и энергии, вкладываемое видом в размножение в зависимости от состояния среды обитания. Три типа стратегий Р. Уиттекера (1980) выделены на основе колебания численности популяций между двумя пределами: минимальным и максимальным. Характеристику типов по их ценотической значимости в фитоценозах дал Работнов (1975, 1983). Он предложил более детальную классификацию ценотипов Л. Г. Раменского — типов «стратегии жизни», а именно виоленты, типичные патиенты, специализированные патиенты: а) экотопически специализированные патиенты, б) фитоценотически специализированные патиенты; сезонные эксплеренты, флуктуационные эксплеренты, демутационные эксплеренты. На основе обобщения сведений по данному вопросу Б. М. Миркин (1983) предложил 5 «синтетических типов» эколого-ценотических стратегий у растений, каждый из которых объединяет комплекс адаптаций особи, популяции, вида, необходимый для выживания в сообществе. Это — виоленты, патиенты экотопические, патиенты фитоценотические, эксплеренты настоящие и ложные. Б. А. Юрцев (1986) предложил систему типов стратегий растений на основе использования таких характеристик, как интенсивность и устойчивость продукционного процесса, а также показал связь между продукционными стратегиями и жизненными формами растений.

На основе анализа геоботанической и демографической литературы, посвященной фитоценотипам и демографии растений, О. В. Смирнова (1987) сделала выводы о том, что в изучении «жизненных стратегий видов», или «поведения» видов, существует два подхода: при первом характеризуются фитоценотические позиции видов, при втором — фитоценотические потенции. Она считает, что для полного и всестороннего анализа необходимо использовать интегральные фитоценотически значимые свойства поведения видов: конкурентоспособность (большая конкурентная мощность), толерантность (выносливость: устойчивость к неблагоприятным условиям) и реактивность (способность быстро захватывать территории), и выделяет три типа поведения (стратегии жизни) видов: конкурентные, толерантные и реактивные виды.

Об изучении жизненных стратегий мохообразных сведений немного (Работнов, 1983; Миркин, 1983; Bergstrom, Selkirk, 1987; Riss, 1987; Richards, 1988; Longton, 1988; Thier, 1988, и др.). Свою систему жизненных стратегий бриофитов предложил H. During (1979). На основе анализа характерных черт жизненного цикла бриофитов, включающих в себя баланс между половым и неполовым воспроизведением, величину и количество спор, длительность жизни, время первого воспроизведения, смертность, зависимую от плотности, выносливость и способность избежания стресса от воздействия окружающей среды (Joenje, During, 1977), During выделил 6 типов жизненных стратегий мохообразных.

1-й — беженцы (fugitives). Виды с быстро проходящим жизненным циклом, эфемеры-однолетники с высоким половым репродуктивным эффектом и высокой пропорцией растений, продуцирующих спорофиты. Возраст первой репродукции низкий — в течение первого года, споры мелкие, очень стойкие и долгоживущие, неполовая репродукция и инновации отсутствуют. Форма роста — преимущественно открытые дерновинки.

2-й — колонисты (colonists). Характеризуются умеренно коротким сроком жизни: одно- малолетники, многолетники; у них высокий репродуктивный эффект и полового, и неполового размножения, обычны инновации. Неполовое размножение наступает раньше (несколько месяцев), чем половое (один, часто 2—3 года), споры устойчивые; неполовых пропагул намного больше. Преобладающие формы роста — короткие дерновинки, у некоторых видов — открытые дерновинки и таллоидные ковры.

К 3—5-му типам относятся виды, осуществляющие свой цикл воспроизведения за определенный промежуток времени, так называемые «челночные виды» — однолетние, короткоживущие и долгоживущие (annual shuttle species, short lived shuttle species, perennial shuttle species). 3-й и 4-й типы стратегии в основном сходны между собой и отличаются только продолжительностью жизненного цикла и возрастом первой репродукции. Выделение их, особенно 4-го, вызывает определенные сомнения. Также не совсем ясны различия между 5-м и 6-м типами. Последний 6-й тип Дьюринг назвал «долгоживущие стайеры» (perennial stayers). Хотя автор в предисловии к статье и указывает, что для выделения типов жизненных стратегий мхов он использует много разнообразных признаков, но фактически при выделении каждого конкретного типа применил далеко не все из них. В этой системе типов жизненных стратегий недостаточно учтены фитоценотические и экологические особенности видов. Многие виды мохообразных, сильно отличающихся по срокам жизни и с различными возможностями реализации жизненных потенций, попадают в один тип стратегий жизни. Типы неравноценны по количеству и качеству использованных при выделении их признаков. Собственно говоря, система выделенных типов жизненных стратегий бриофитов носит предварительный характер, что указал сам автор уже в названии статьи.

Исследования жизненных стратегий видов мохообразных проводились нами с 1976 г. в различных экотопах. Для определения типов жизненной стратегии бриофитов применялся комплексный подход, использовались ценотические, экологические и биологические характеристики особей и популяций видов. Учитывались особенности положения видов в ценозах, связь с субстратом, степень зависимости видов от ценоза, длительность существования в данном ценозе, длительность жизни особей, характер положения половых органов и спорогонов на стебле, особенности размножения — полового и вегетативного, наличие выводковых органов, тип жизненной формы, тип жизненного цикла и другие особенности.

При характеристике типов стратегии жизни мохообразных, особенно при использовании для этого моделей жизненных стратегий сосудистых растений, необходимо всегда иметь в виду, что между ними существуют большие эколого-биологические отличия. Мохообразные — слабо конкурентные растения. Господствующий в жизненном цикле гаметофит с гаплоидным набором хромосом не может противостоять сосудистым растениям с господством диплоидного спорофита, выработавшим в процессе эволюции огромный арсенал приспособительных структур и реакций, поэтому являющимся значительно более конкурентоспособным, чем мохообразные. Например, в вопросе об особенностях обеспечения организмов влагой. Для проведения и запасания воды — этого самого важного фактора существования — у подавляющего большинства мхов, в отличие от сосудистых растений, нет никаких внутренних структур, тканей. Они всасывают воду всей своей поверхностью, могут высыхать до воздушного состояния. Низкий биологический потенциал (Абрамов, 1969) у них восполняется иными путями. Компенсация осуществляется, например, за счет регенерационной способности (практически каждая отломавшаяся часть тела мха может дать начало новому организму), кроме того, у них развито размножение выводковыми

Основные характеристики видов мохообразных различных типов жизненной стратегии

Тип стратегии	Общая характеристика	Размножение		Жизненные формы	Тип жизненного цикла
		половое	вегетативное		
Бриоэксплеренты ценотические	Верхоплодные мхи, изредка печеночники. Многолетники. Способны быстро захватывать участки территории в привычных, характерных для этих видов ценозах. Произрастают на почвах в степных ценозах	Основной способ размножения	Не характерно	Др, Дп	ПМУ
Бриоэксплеренты пионерные	Верхоплодные мхи, реже печеночники. Одно-, многолетники. Способны быстро захватывать вновь образовавшиеся субстраты, на которых отсутствует растительный покров — свежеобнаженные почвы, пески, каменистые горные породы, антропогенные субстраты	Нерегулярное (за некоторым исключением)	Обычно. Имеются выводковые органы	Др, П, Кс, Дпо	ПМ, СВ, СВ—П
Бриопатиенты ценотические	Бокоплодные, реже верхоплодные, многолетние мхи. Обитают в привычных для себя ценозах — на почвах, реже пнях и основаниях стволов деревьев. Приспособлены к комплексу требований видов, доминирующих в ценозах сосудистых растений	Нерегулярное	Обычно. Выводковых органов нет	Др, Дп, Дд, Кпл,Ср, Сп	ПП, СВ, СВ—П
Бриопатиенты экотопические	Бокоплодные и верхоплодные мхи, реже печеночники. Многолетники, реже малолетники. Обитают в местах с недостатком влаги, тепла, света или же с избытком солей, влаги — на стволах деревьев и кустарников, давних обнажениях горных пород, камнях, засоленных почвах, в затененных местах, воде	Характерно, за исключением некоторых видов	Обычно. Есть выводковые органы	Дп, П, Кс, Кпл	ПМ, СВ, СВ—П
Бриовиоленты	Бокоплодные и верхоплодные мхи, сфагны. Многолетники. Произрастают на почвах в привычных, характерных для них ценозах, доминируют в моховых сообществах	Изредка	Характерно. Выводковые органы у единичных видов	Дп, Дпо, П, Ср, Кпл	СВ, СВ—П

Примечание. Жизненные формы: Дп — плотная дерновина, Др — рыхлая дерновина, Дпо — подушковидная дерновина, Дд — древовидная дерновина, П — подушка, Кс — слоевищный ковер, Кпл — плоский ковер, Ср — рыхлое сплетение, Спл — плотное сплетение. Типы жизненного цикла: ПП — полный полиспорогонический (поликарпический), ПМ — полный моноспорогонический (монокарпический), ПМУ — полный моноспорогонический ускоренный вариант, СВ — сокращенный (вегетативный), СВ—П — смешанный (вегетативно-половой).

органами. Многие виды имеют небольшие размеры, часто до 0.5—1.0 см выс., коллективные формы роста, развиты эпилитность и эпифитность.

При определении типов их жизненной стратегии важно учитывать не только взаимоотношения видов в сообществах, а прежде всего их отношение к условиям окружающей среды, их эколого-биологические особенности. В силу специфики своей организации мохообразные заполняют пространственно-временно́й эколого-ценотический вакуум. Макрофиты из состава сосудистых растений являются для многих мохообразных в значительной степени такой же средой, как и элементы неживой природы. Например, стволы деревьев и скалы как места поселения мхов в этом смысле совершенно равнозначны. Поэтому проявление таких свойств, как виолентность, патиентность и эксплерентность у бриофитов специфично происходит на другом уровне, чем у сосудистых растений. У выделенных нами 5 типов жизненных стратегий мохообразных степной зоны Русской равнины на это указывает приставка «брио-» в названии: бриоэксплеренты ценотические, бриоэксплеренты пионерные, бриопатиенты ценотические, бриопатиенты экотопические, бриовиоленты (см. таблицу).

Бриоэксплеренты ценотические. К этому типу жизненной стратегии относятся виды мхов, которые имеют низкую конкурентную способность, произрастают в степных ценозах в промежутках между дерновинами преобладающих видов семенных растений из родов *Stipa, Festuca* и др. Данные виды постоянно находятся в этих ценозах, характерны для них, прошли длительный путь сопряженной эволюции с другими видами, в первую очередь с доминирующими видами растений. В определенной степени специализированы к обитанию в условиях степных ценозов. Большинство из них моноспорогоники (монокарпики), образуют спорогоны со спорами один раз в жизни и после этого отмирают, т. е. имеют только один период размножения, который может быть растянут на несколько месяцев с перерывом на летнюю засуху. Количество спор в одной коробочке (среднее значение из 20 измерений) у некоторых видов, по нашим подсчетам, составляет: *Phascum cuspidatum* — 5500, *Pterygoneurum ovatum* — 4600, *P. subsessile* — 2200. Высокая продуктивность позволяет этим мхам создавать банки спор в почве и уверенно занимать постоянные позиции в ценозах в промежутках среди покрытосеменных растений. В летний период они присутствуют в виде спор или подземной протонемы и выводковых клубеньков на ризоидах. Кроме большого количества спор эти виды, как правило, имеют различные эколого-морфологические приспособления для перенесения неблагоприятных условий, которые проявляются даже в течение короткого периода их развития. Жизненный цикл их полный, но краткосрочный. Это представители родов *Riccia, Acaulon, Pterygoneurum, Phascum, Pottia, Weissia, Physcomitrium, Aphanorhegma* и др.

Виды этого типа жизненной стратегии Э. Пианка (1981) относит к типу *r*-отбора. Они произрастают в достаточно разреженной среде, вследствие эколого-биологических особенностей более сильных в конкурентном отношении видов растений в фитоценозе, и вкладывают весь возможный запас вещества и энергии в размножение, для того чтобы произвести максимальное количество потомков в минимально короткие сроки. Обильно спороносят, например, у *Phascum cuspidatum* количество спорогонов достигает 80 на 1 см^2 занимаемой площади, у *Pterygoneurum ovatum* — 150.

Таким образом, виды этого типа стратегии заполняют пространственно-временно́й «конкурентный вакуум» в степных экосистемах в период ослабления конкуренции со стороны сосудистых растений, который имеет место в поздне-осенне-зимне-ранневесенний сезон.

Бриоэксплеренты пионерные. Виды мохообразных, относящиеся к этому типу жизненной стратегии, имеют низкую конкурентную способность, быстро захватывают новые, большей частью непродолжительно существующие субстраты — аллювиальные пески, места пожарищ, нарушенные по каким-либо причинам почвы, свежие обнажения горных пород, субстраты антропогенного происхождения (асфальт, каменные заборы, стены, крыши домов из различных материалов — шиферные, соломенные, камышовые и др.). В этих местах, естественно, резко ослаблена, а чаще вообще отсутствует конкуренция организмов. Кроме того, в ряде случаев (например, на местах пожарищ) возрастает обеспеченность элементами минерального питания. Виды мхов обживают новые субстраты, являются пионерными, и в своем распространении они не зависят от каких-либо типов фитоценозов. Это — «флуктуационные и демутационные» эксплеренты (Работнов, 1983), или колонисты (During, 1979). Они могут быть короткоживущими (до одного года), но могут быть и более длительно живущими. Размножаются спорами и вегетативным путем. У ряда представителей обычен процесс образования инноваций. К этому типу относятся многие виды рода *Bryum*: *B. caespiticium*, *B. erythrocarpum* s. l., *B. bicolor*, *B. argenteum*, а также *Barbula unguiculata*, *Ceratodon purpureus*, *Grimmia pulvinata*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Marchantia polymorpha*, *Tortula muralis*, *T. ruraliformis* и др. Фо́рмы роста у них — рыхлые дерновины, подушки и слоевищные ковры. Мхи исчезают после восстановления или образования нового растительного покрова в нарушенных местах, в том числе не только состоящего из более конкурентно-мощных семенных растений, но также из более конкурентоспособных мхов и лишайников. Вытесненные из одних мест виды этого типа жизненной стратегии, используя в комплексе мощные арсеналы вегетативного, а периодически и спорового размножения, тут же заселяют подходящие субстраты. Они являются одним из первых звеньев инициальной стадии заселения свободных от растительного покрова субстратов (Бойко, 1984). Если образование или восстановление растительного покрова не происходит быстро, то виды мхов этого типа стратегии могут существовать, не меняя места, достаточно долго, образуя все новые поколения, лишь после накопления гумуса они вытесняются другими растениями.

Бриопатиенты ценотические. Патиенты фитоценотические или типичные (Работнов, 1966, 1983; Миркин, 1986; Смирнова, 1987) характеризуются способностью переживать неблагоприятные условия, ценотический стресс, в местах с благоприятной в целом для растений экологической средой. Они находятся в зависимости от господствующих в фитоценозах видов сосудистых растений. Их можно назвать ценотически зависимыми видами. Для успешного существования в таких условиях имеют много различных морфологических, физиологических и биохимических приспособлений, они — «эдификаторотерпцы» (Ниценко, 1965). Эти виды довольствуются теми остаточными ресурсами, которые не используются доминирующими видами растений. Отбор таких видов, способных входить в состав определенных, сформировавшихся на протяжении длительного промежутка времени растительных сообществ, шел, очевидно, во время всего процесса становления фитоценозов. Данные виды способны длительно существовать в экосистемах за счет снижения уровня своих жизненных потребностей.

Для мхов, обладающих этой стратегией, характерно также долголетие, позднее наступление первой репродукции и в связи с этим в качестве компенсации — большое разнообразие способов обновления и вегетативного размножения. К примеру, в исследованиях О. В. Лобачевской с соавторами (1986) показано, что в случае недостаточного образования спор или при их полном отсутствии мох *Plagiomnium undulatum* обеспечивает свое существование и распространение путем образования плагиотропных инноваций, ускоренного развития «шагающей формы роста», пролификации стеблей и ускоренного развития регенеративной протонемы, образующейся из фрагментов стеблей и листьев.

Среди мхов преобладают представители, имеющие форму роста дерновины, ковра, сплетения. Этот тип стратегии в некоторой степени соответствует «долгоживущим стайерам» (During, 1979).

К данному типу относится небольшое количество видов мхов. В зависимости от типа ценозов, к которым они приурочены, разделяем их на 3 группы: а) бриопатиенты лесные; б) бриопатиенты болотные; в) бриопатиенты степные. Бриопатиенты лесные приспособлены к существованию в хвойных лесах — на почве и на сильно разрушенных пнях; в лиственных лесах — на почве, но только лишь вокруг оснований стволов и в промежутках между выступающими корнями, а нередко они переходят из почвы на основания стволов деревьев и кустарников. Это — *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. undulatum*, *Rhodobryum roseum*, *Campylium sommerfeltii*, *Amblystegium serpens*, *A. varium*, *Drepanocladus uncinatus*, *Brachythecium salebrosum*, *B. rutabulum*, *B. velutinum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. nemorale* и др. Бриопатиенты болотные в болотных ценозах произрастают на почве и выходят на основания стеблей, в том числе и травянистых растений. К ним относятся *Plagiomnium ellipticum*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Amblystegium riparium*, *Drepanocladus vernicosus*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata* и др. К бриопатиентам степным, всегда встречающимся на почве в степных ценозах, относятся *Tortula ruraliformis*, *Campylium chrysophyllum*, *Brachythecium albicans*, *B. glareosum*, *Eurhynchium hians* и некоторые другие. От бриоэксплерентов ценотических, произрастающих в тех же степных ценозах, они отличаются целым комплексом признаков (см. таблицу), поэтому относятся к иному типу стратегии.

Бриопатиенты экотопические. Патиентные виды называют еще «выносливцами» (Раменский, 1935). Они выработали приспособления к существованию в условиях недостаточного или избыточного увлажнения, недостатка питания, тепла, света, перенасыщенности солями, в местах с повышенной кислотностью или щелочностью (карбонатностью) почв, т. е. приспособились к перенесению стресса, вызываемого условиями внешней среды (Миркин, 1986). Работнов (1983) называет такие виды экотопически специализированными. Это многолетние, реже малолетние верхоплодные и бокоплодные мхи, также печеночники, размножающиеся как половым, так и бесполым путем (см. таблицу). У многих из них имеются выводковые органы. Как правило, образуются инновации. Фóрмы роста — подушки, ковры. Ряду представителей этого типа соответствуют «долгоживущие челночные виды» (During, 1979).

В зависимости от специфики экотопов выделяем 5 групп экотопических патиентов: а) бриопатиенты эпифитные, б) бриопатиенты литофитные, в) бриопатиенты галофитные, г) бриопатиенты сциофитные, д) бриопатиенты гидрофитные. К бриопатиентам эпифитным относятся эпифитные мхи: виды родов *Tortula*, *Orthotrichum*, *Neckera*, *Anomodon*, а также *Porella platyphylla*, *Radula complanata*, *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa*, *Leucodon sciuroides*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Pterigynandrum filiforme*, *Isothecium alopecuroides*, *Homalothecium sericeum*, *Pylaisia polyantha*, *Platygyrium repens* и др.

К бриопатиентам литофитным относятся виды родов *Encalypta*, *Tortula*, *Didymodon*, *Grimmia*, *Schistidium*, *Seligeria*, *Orthotrichum*, *Homalothecium*, а также *Desmatodon latifolius*, *Barbula revoluta*, *Trichostomum crispulum*, *Weissia tortilis*, *Rhacomitrium canescens*, *Hedwigia ciliata*, *Neckera webbiana*, *Campylium chrysophyllum*, *Eurhynchium speciosum*, *Rhynchostegium murale*, *Isopterygium elegans*, *Taxiphyllum wisgrillii*, *Homomallium incurvatum*, *Hypnum vaucheri*.

К бриопатиентам галофитным относим виды засоленных почв: *Riccia cavernosa*, *Entostodon hungaricus*, *Brachythecium albicans*. К бриопатиентам сциофитным — виды затененных мест: *Schistostega pennata*, *Plagiothecium cavifolium*. К бриопатиентам гидрофитным — виды, живущие в воде: *Riccia fluitans*, *Ricciocarpus natans*, *Fontinalis hypnoides*, *Rhynchostegium riparioides*, погруженные формы *Amblystegium riparium*, *Drepanocladus aduncus* и др.

Обращает на себя внимание то, что к этому типу жизненной стратегии относится довольно значительное количество видов мохообразных степной зоны. Предположительно, что способность успешно произрастать в пессимальных условиях (Работнов, 1983) у экотопических патиентов закреплена наследственно. Очевидно, это один из наиболее древних типов по приспособлению к среде. Именно среди этих видов сохранилось наибольшее количество реликтов прошедших эпох.

Бриовиоленты. Виолентные виды энергично развиваются, достигают высокой продуктивности, захватывают и длительно удерживают территорию и преобладают в ненарушенных местообитаниях, доминируют в фитоценозах. Они наиболее интенсивно используют ресурсы окружающей среды. Такие виды Пианка (1981) относит к типу *K*-отбора. Способность доминировать (по Работнову, 1983) может проявляться у них в формировании различных фитоценозов. Но в некоторых случаях они могут быть доминантами микрогруппировок в пределах данного фитоценоза, в котором доминируют другие виды. Последнее замечание как раз справедливо в отношении мохообразных, так как собственно виолентов в понимании Раменского, Работнова, Grime, Миркина, Смирновой среди мохообразных степной зоны нет. Они все, как уже указывалось выше, по сравнению с сосудистыми растениями являются слабо конкурентоспособными растениями. Могут выходить на доминирующие позиции только в локальных условиях ряда фитоценозов.

По приуроченности видов к определенному типу ценозов выделяем три группы бриовиолентных видов: а) бриовиоленты лесные, б) бриовиоленты степные, в) бриовиоленты болотные. Наибольшим количеством видов представлены бриовиоленты лесные. К ним относятся *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *P. commune*, *Dicranum polysetum*, *Leucobryum glaucum*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*.

К бриовиолентам степным относятся *Tortula ruralis*, *Thuidium abietinum*, *Homalothecium lutescens*, *Brachythecium campestre*, а к бриовиолентам болотным — *Drepanocladus aduncus* и виды рода *Sphagnum*. Что касается сфагновых мхов, то они в наибольшей степени подходят под определение бриовиолентных видов. Они способны преобразовывать среду в таком направлении, чтобы она оказывала неблагоприятные воздействия на другие растения и благодаря этому самим доминировать в фитоценозах. Заслуживает внимания и их последействие — образование торфа с сопровождающим этот процесс сильным окислением среды, при котором со сфагновыми мхами не могут конкурировать другие виды. Среди бриовиолентов степных особое внимание привлекает доминирующий вид степных ценозов *Tortula ruralis*, который широко распространен в степной зоне. Доминирование его в степных моховых группировках происходит благодаря особенностям регуляции его водного режима (Бойко, 1986), которая осуществляется на различных уровнях организации жизни: молекулярно-генетическом, организационном и популяционно-видовом.

При изучении стратегии жизни мохообразных необходимо иметь в виду, что между выделенными типами жизненных стратегий мохообразных имеются переходные типы. Не всегда можно четко отнести тот или иной вид к определенному типу стратегии. Кроме того, один и тот же вид в различных условиях может проявлять разные свойства: эксплерентность и патиентность, патиентность и виолентность. Эти вопросы требуют проведения дальнейших исследований. Без учета типов стратегий видов нельзя понять закономерности процессов формирования, существования и дальнейшей эволюции мохового покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов. Л.: Наука, 1969. 55 с. — *Бойко М. Ф.* Инициальные стадии демутации биогеоценозов Нижнеднепровских песков // Биогеоценологические исследования на Украине. Тез. докл. III республ. совещ. по биогеоценологии. Львов, 1984. С. 119—120. — *Бойко М. Ф.* Многоуровневость регуляции водного режима у степного мха *Tortula ruralis* // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1986. С. 19—23. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1915. Т. 8, вып. 10,

№ 2 (6—12). С. 1113—1443. — *Ильинский А. П.* Опыт формулировок подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Гл. ботан. сада РСФСР. 1921. Т. 20, № 2. С. 151—165. — *Лобачевська О. В., Улична К. О., Демків О. Т.* Особливості відновлення і вегетативного розмноження *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Kop. (*Mniaceae, Bryopsida*) // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 46, № 3. С. 30—34. — *Миркин Б. М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 5. С. 603—613. — *Миркин Б. М.* Что такое растительное сообщество. М.: Наука, 1986. 159 с. — *Ниценко А. А.* О фитоценотипах // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 6. С. 797—810. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Херсон, 1917, 366 с. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с. — *Работнов Т. А.* Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений // Тр. МОИП. Естественные кормовые угодья СССР. 1966. Т. 27. С. 139—153. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5—17. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с.; 2-е изд. 1983. 292 с. — *Раменский Л. Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25—41. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Смирнова О. В.* Структура травянистого покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества // Введение в фитосоциологию. 4-е изд. Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. — *Юрцев Б. А.* Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Наука, 1986. С. 9—23. — *Bergstrom D. M., Selkirk P. M.* Reproduction and dispersal of mosses on Macquarie Island // Proc. IAB Conf. Bryocol. Budapest: Vacratot, 1987. P. 247—257. — *During H. I.* Life strategies of Bryophytes: a preliminary review // Lindbergia. 1979. Vol. 5, N 1. P. 1—18. — *Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. New York: Wiley a. Sons., 1979. 47 p. — *Joenije W., During H. J.* Colonisation of a desalinating waddenpolder by bryophytes // Vegetatio. 1977. Vol. 35, N 3. P. 177—185. — *Longton R. E.* Life-History strategies among bryophytes of arid regions // J. Hattori Bot. Lab. 1988. N 64. P. 15—28. — *Richards P. B.* Tropical forest bryophytes. Synusiae and strategies // J. Hattori Bot. Lab. 1988. N 64. P. 1—4. — *Risse S.* Rhizoid gemmae in mosses // Lindbergia. 1987. Vol. 13, N 3. P. 111—126. — *Thier B. M.* Morphological adaptations of the Jungermanniales (Hepaticae) to the tropical rainforest habitat // J. Hattori Bot. Lab. 1988. N 64. P. 5—14.

Херсонский государственный
педагогический институт.

Получено 21 II 1989.

SUMMARY

Five types of life strategies can be distinguished among bryophytes of the steppe zone in the Russian plain. These are: coenotical bryoexplerents, pioneering bryoexplerents, coenotical bryopatients, ecotypical bryopatients, bryoviolents. The subdivision was made using combinations of coenotic, ecological and biological features. The position of the species in the coenoses, the connection with the substrate, the degree of species dependence on coenoses, the duration of the individual's life, the character of position of sexual organs and sporogons on a stem, the patterns of reproduction (both sexual and vegetative), the presence of brood organs, the types of the life form and of the life cycle were taken into consideration.

УДК 582.29 (517.3)
© 1990

Л. Г. Бязров

ЛИШАЙНИКОВЫЕ СИНУЗИИ ЛУГОВОЙ ПЕТРОФИТНОЙ СТЕПИ ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ (МНР)

L. G. BIAZROV. LICHEN SINUSIA OF MEADOW PETROPHYTE STEPPE IN THE EASTERN KHANGAI (MONGOLIA)

В статье трактовка синузии базируется на представлениях H. Gams (1918) об этих структурных частях сообществ, уточненных и дополненных автором. Лишайниковые синузии одного из сообществ луговой петрофитной степи выделены как совокупности конкретных пространственно обособленных группировок лишайников, развивающихся в сообществе в однородных условиях среды и сходных по видовому составу и жизненным формам лишайников. Использована разработанная Н. С. Голубковой система жизненных форм лишайников.

Важным признаком сообществ считается их структура (Сукачев, 1964; Дылис, 1969; Трасс, 1970; Работнов, 1983; Норин, 1987). Обзор разноречивых трактовок структуры ценозов позволил В. В. Мазингу (1973) выделить 3 их варианта: как синоним состава, как синоним строения, как совокупность связей. Однако надо согласиться с Мазингом, что не следует противопоставлять эти 3 основных трактовки, ибо структура сообщества как общее понятие включает и состав слагающих его элементов, и их взаимное расположение, и различные взаимоотношения между ними.

В формировании структуры ценозов участвуют представители разных таксономических групп живых организмов. В частности, во многих сообществах заметное место занимают лишайники. В контексте общих рассуждений о биогеоценотических синузиях как структурных частях биогеоценозов основатель биогеоценологии В. Н. Сукачев (1964) назвал и лишайники со своей средой. Более конкретно и определенно вопрос о лишайниковых группировках как элементах структуры биогеоценоза поставил X. X. Трасс (1965). Идеи Сукачева, Трасса в дальнейшем на конкретном материале развивались и автором (Бязров, 1970, 1975).

Термин «синузия» и в фитоценологии, и в биогеоценологии, куда он перекочевал из фитоценологии, обозначает внеранговые гомогенные по составу и структурно обособленные группировки в пределах сообщества. Базируется понятие на представлениях о жизненных формах растений (Gams, 1918). Было показано (Бязров, 1988; Голубкова, Бязров, 1989), что для выделения лишайниковых синузий можно использовать разработанную Н. С. Голубковой (1983) систему жизненных форм лишайников.

Лишайниковую синузию я понимаю как типизированную совокупность конкретных пространственно обособленных в пределах участков одного типа биогеоценоза лишайниковых группировок, развивающихся в однородных условиях среды (субстрат и другие факторы) и сходных по видовому составу и жизненным формам лишайников.

Район и объект исследования

При проведении комплексных стационарных исследований в Восточном Хангае (МНР, госхоз Тэвшрулэх Арахангайского аймака) в составе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР были изучены лишайниковые синузии многих сообществ территории: лесные, луговые, степные (Бязров, 1974, 1976, 1977, 1988). В данной статье характеризуются лихеносинузии одного из степных ценозов, участок которого был объектом многолетнего комплексного изучения (Степи. . ., 1986).

Детальный анализ природных условий региона содержится в книге «Горная лесостепь Восточного Хангая» (1983), что оправдывает приведение здесь лишь самых общих сведений об особенностях территории. Абсолютные высоты ее колеблются от 1350 до 2550 м. Соответственно гипсометрическому положению, рельефу, степени оттаивания многолетнемерзлых грунтов, климатическим показателям, распределению почвенного и растительного покровов здесь выделено 5 высотных поясов: сухостепной, степной, подтаежно-лугово-степной, таежно-лугово-степной, подгольцово-высокогорно-луговой (Горная лесостепь. . ., 1983). Характеризуемое сообщество расположено в подтаежно-лугово-степном поясе, интервал высот которого 1700—1900 м над ур. м. Пояс представляет систему средневысотных глыбовых гор и отдельных массивов низких гор. Горы расчленены густой сетью межгорных долин различного размера и конфигурации. Мезоклимат пояса характеризуется как прохладный слабозасушливый умеренно-континентальный с относительно теплой сухой зимой и прохладным слабозасушливым летом. Длительность вегетационного периода около 120 дней, годовая сумма осадков 370—480 мм при дефиците осадков около 100 мм (Горная лесостепь. . ., 1983).

Растительный покров пояса образован сочетанием травяной лиственничной подтайги на вогнутых северных склонах и собственно лесостепных комплексов из молодых лиственничников с луговыми и лугово-степными травами, луговых байкальско-ковыльных степей и петрофитных типчаковых степей на южных склонах, где лес отсутствует (Горная лесостепь. . ., 1983).

В данной работе характеризуются лихеносинузии участков богаторазнотравно-осоково-ленскотипчаковой с обилием тимьяна гобийского (*Fectuca lenensis, Carex pediformis, Poa attenuata, Artemisia commutata, Vicia multicaulis, Stellera chamaejasme, Androsace incana, Pulsatilla turszaninovii, Arenaria capillaris, Thymus gobicus*) с *Penthaphylloides fruticosa* степи, приуроченных к некрутым ровным пологим южным склонам на абсолютной высоте 1760—1780 м. Почва — чернозем среднегумусный малоразвитый скелетный среднесуглинистый. Детальные сведения о сообществе содержатся в книге «Степи Восточного Хангая» (1986), однако должен отметить, что авторы ее соответствующих разделов довольно своеобразно интерпретировали предоставленные мною материалы о лихеносинузиях ценоза. Во всяком случае, эти материалы не давали оснований для утверждения, что в степи представлена лишь одна синузия лишайников и мхов (с. 69).

Методика и результаты исследования

Для выявления состава формируемых лишайниками синузий на участках сообщества закладывали учетные площадки на почве (120 площадок размером 0.5×0.5 м) и каменистом субстрате (70 площадок размером 0.1×0.1 м). Рамка учетной площадки представляла собой палетку, каждая ячейка которой соответствовала 1 % поверхности. На учетной площадке фиксировали все обнаруженные виды лишайников и покрытие (%) слоевищами субстрата. После идентификации растений все описания площадок, относящиеся к сообществу, согласно приведенному определению лихеносинузии, последовательно разделяли

ТАБЛИЦА 1

Система жизненных форм лишайников Монголии (Голубкова, Бязров, 1989)

Отдел	Тип	Класс	Группа
Эндогенные (En)	Плагиотропные (Pl)	Накипные (Ct)	Эндофлеоидные (Eph) Эндолитные (El)
Эпигенные (Ep)	Плагиотропные (Pl)	Накипные (Ct)	Однообразнонакипные (Cr) Диморфные (Dm) Чешуйчатые (Sq)
		Умбиликатные (Um)	Умбиликатнонакипные (Uc) Умбиликатнолистоватые (Uf)
		Листоватые (Fl)	Широколопастные ризоидальные (Ll) Рассеченнолопастные ризоидальные (Sl) Вздутолопастные неризоидальные (Cl)
	Плагио-ортотропные (Pl—Or)	Бородавчато- или чешуйчато-кустистые (Sqf)	Шило- или сцифовидные (Sc) Кустисто-разветвленные (Fr)
		Листовато-кустистые (Lf)	Листовато-кустистые повисающие (Lfp)
	Ортотропные (Or)	Накипные (Ct)	Карликово-кустистые (Pf)
		Кустистые (Fc)	Кустистые прямостоячие (Fe) Кустистые повисающие (Fp) Кустистые стелющиеся (Fd)
	Свободноживущие (Lb)	Накипные (Lct)	Эгагропильные (Lag)
		Листоватые (Llb)	Листоватые рассеченнолопастные (Lsl) Листоватые пластинчатые (Lla)
		Кустистые (Lf)	Кустистые разветвленные (Lfr)

на: приуроченные к однородному субстрату (почва, камни) и сходные по видовому составу и жизненным формам лишайников. Использованная система жизненных форм лишайников Монголии и обозначения ее единиц показаны в табл. 1. Фактически на последнем этапе лихеносинузии выделяли по типу ассоциирования представителей разных видов и жизненных форм лишайников. Для обозначения типов ассоциирования использована терминология В. В. Петровского (1960). Описание каждой учетной площадки рассматривалось как характеристика конкретной лишайниковой группировки, являющейся частью лихеносинузии, а все учетные площадки, отнесенные к ней, являлись базой для характеристики всей лихеносинузии — полного видового состава, покрытия каждого вида и другие показатели.

Результаты представлены в табл. 2 и 3, в которых помимо видового состава приведены сведения о покрытии (%) представителями видов субстрата, их относительной встречаемости (%), т. е. доле встречаемости вида от суммы встречаемостей всех видов в лихеносинузии; величине встречаемости лихеносинузии на субстрате, т. е. доле (%) площадок, относящихся к ней, от общего числа заложенных на данном субстрате площадок; спектре жизненных форм (СЖФ) лишайников, т. е. доле (%) видов каждой жизненной формы от общего числа видов в лихеносинузии. Ее название образуют виды лишайников — наиболее заметные представители всех групп жизненных форм, формирующих лихеносинузию.

На почве зарегистрировано 14 видов лишайников. Встречаемость их на субстрате 87 %. Они формируют следующие лихеносинузии (табл. 2): 1.[1] Parmelia vagans; 2. Parmelia vagans—Lecidea asiaecentralis; 3. Parmelia vagans—Peltigera rufescens; 4. Parmelia vagans—Cladonia pyxidata—Peltigea lepidophora—Endopyrenium hepaticum; 5. Parmelia vagans—Cladonia furcata—Cladonia pyxidata—Peltigera lepidophora; 6. Parmelia vagans—Stereocaulon glareosum—Peltigera rufescens; 7. Parmelia vagans—Cladonia pyxidata—Endopyrenium hepaticum; 8. Parmelia vagans—Cladonia pyxidata; 9. Parmelia vagans—Stereocaulon glareosum—Cladonia pyxidata; 10. Parmelia vagans—Stereocaulon glareosum; 11. Cladonia pyxidata; 12. Cladonia pocillum—Peltigera rufescens; 13. Lecidea asiaecentralis; 14. Heppia sp.; 15. Peltigera rufescens—Collema minor—Endopyrenium hepaticum; 16. Peltigera rufescens.

---

[1] Цифры соответствуют обозначениям лихеносинузий в табл. 2 и 3.

Относительно широко на участках сообщества развит каменистый субстрат, причем в 2 формах — мелкий щебень, довольно многочисленный на поверхности почвы, и сравнительно крупные обломки горной породы. Встречаемость лишайников на этом субстрате около 80 %, среднее покрытие ими поверхности камней около 7 %. На этом субстрате 24 вида формируют следующие лихеносинузии (табл. 3): 1. Aspicilia desertorum (в основном приурочена к мелким гранитным камешкам, поверхность которых иногда сплошь покрыта слоевищами этого лишайника); 2. Caloplaca sp.; 3. Lecidea tesselata; 4. Acarospora suprasedens; 5. Aspicilia desertorum—Aspicilia mikhnoi; 6. Aspicilia desertorum—Lecanora muralis; 7. Aspicilia cupreoatra—Acarospora veronensis; 8. Aspicilia cupreoatra—Acarospora veronensis—Dimelaena oreina: 9. Parmelia taractica; 10. Parmelia taractica—Aspicilia desertorum; 11. Parmelia taractica—Aspicilia desertorum—Acarospora veronensis; 12. Parmelia taractica—Aspicilia desertorum—Lecanora muralis; 13. Parmelia taractica—Aspicilia desertorum—Acarospora veronensis—Lecanora muralis; 14. Rhizoplaca chrysoleuca—Aspicilia cupreoatra—Acarospora veronensis; 15. Rhizoplaca chrysoleuca—Acarospora suprasedens—Lecanora muralis; 16. Rhizoplaca chrysoleuca—Aspicilia cinerea—Acarospora suprasedens—Dimelaena oreina; 17. Parmelia taractica—Rhizoplaca chrysoleuca—Aspicilia desertorum—Acarospora veronensis—Lecanora muralis; 18. Sarcogyne privigna—Aspicilia desertorum—Acarospora veronensis—Lecanora muralis; 19. Sarcogyne privigna—Aspicilia desertorum—Acarospora suprasedens.

Обсуждение

Комплекс лихеносинузий изученного типа биогеоценоза горной луговой петрофитной степи включает лихеносинузии двух субстратов: почвенного и каменистого. Видовой состав лишайников этих субстратов различен — общих видов нет. Из 14 видов на почве почти треть приходится на представителей рода кладония из группы шило- или сцифовидных лишайников (табл. 2). Поровну (по 22 %) здесь чешуйчатых и широколопастных ризоидальных лишайников. Однако главную роль на почве играет единственный представитель свободноживущих лишайников — листоватая *Parmelia vagans*, участвующая в формировании 10 лихеносинузий (№ 1—10), суммарная встречаемость которых 73 % (табл. 2). Этот лишайник образует как одновидовую лихеносинузию (1), имеющую наиболее высокий показатель встречаемости (32 %) в сообществе, так и входит в состав наиболее сложных по числу жизненных форм лишайников (4, 5). В целом роль лихеносинузий грегационного типа ассоциирования, т. е. сформированных особями одного вида, на почве довольно значительна. Таких лихеносинузий здесь 5 (1, 11, 13, 14, 16), их суммарная встречаемость более 43 % при общей встречаемости лишайников на почве 87 %. Остальные лихеносинузии принадлежат к более сложным типам ассоциирования, ибо их формируют лишайники разных жизненных форм. Если кустистые лишайники (представители родов *Cladonia, Stereocaulon*) отнести к верхнему ярусу, а листоватые (представители родов *Parmelia, Peltigera, Collema*) и накипные (представители родов *Lecidea, Endopyrenium* и др.) — к нижнему, тогда лихеносинузии 2, 3 и 15 можно считать

ТАБЛИЦА 2

Относительная встречаемость (%, числитель), покрытие (%, знаменатель) лишайников и другие показатели напочвенных лихеносинузий луговой петрофитной степи

Название лишайника	Жизненная форма	Лихеносинузии *															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Parmelia vagans Nyl.	Lsl	100/1.0	50/0.4	47/0.7	20/0.4	25/3.5	34/3.6	31/1.0	50/0.4	33/1.0	46/0.8	—	—	—	—	—	—
Lecidea asiaecentralis H. Magn.	Sq	—	50/0.1	—	—	—	—	15/0.3	—	—	—	—	—	100/5.9	—	—	—
Cladonia fimbriata (L.) Fr.	Sc	—	—	—	—	—	—	—	6/0.1	7/0.1	—	—	—	—	—	—	—
C. pocillum (Ach.) O. J. Rich.	Sc	—	—	—	—	—	—	—	5/0.1	—	—	—	16/0.1	—	—	—	—
C. pyxidata (L.) Hoffm.	Sc	—	—	—	20/0.1	25/0.5	—	31/0.1	34/0.2	27/0.1	—	100/0.8	33/0.3	—	—	—	—
Cladonia sp.	Sc	—	—	—	—	—	—	—	5/0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
C. furcata (Huds.) Schrad.	Fe	—	—	—	—	13/1.0	—	—	—	—	8/0.1	—	—	—	—	—	—
Stereocaulon glareosum (Sav.) H. Magn. var. *brachyphylloides* Lamb ex Llano	Fe	—	—	—	20/0.1	12/0.1	33/0.1	—	—	33/0.1	46/0.1	—	—	—	—	—	—
Endopyrenium hepaticum (Ach.) Koerb.	Sq	—	—	—	20/0.1	—	—	23/0.4	—	—	—	—	—	—	—	34/8.5	—
Peltigera lepidophora (Nyl.) Vain.	Ll	—	—	—	20/0.1	13/0.5	—	—	—	—	—	—	16/0.1	—	—	—	—
P. rufescens (Weis) Humb.	Ll	—	—	47/0.7	—	12/0.2	33/1.0	—	—	—	—	—	33/0.5	—	—	33/0.5	100/0.3
P. spuria (Ach.) DC. var. *erumpens* Harm.	Ll	—	—	6/0.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Heppia sp.	Sq	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100/5.0	—	—
Collema minor (Pakh.) Tomin	Sl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33/0.1	—

миксгрегационными, в которых представлены лишайники одного яруса, а лихеносинузии 6—10, 12 — конгрегационными, ибо они сформированы лишайниками из разных ярусов, т. е. между ними имеется соподчинение. В изученном сообществе на почве отсутствуют лихеносинузии агрегационного типа, когда ассоциируют лишайники разных видов одной жизненной формы. Аналогичная ситуация отмечалась и при анализе лихеносинузий в сообществах

Встречаемость лихеносинузии, %	Общая 87	32	0.5	6	0.5	2	2	3	18	4	5	3	3	3	0.5	0.5	4
Число видов	Всего 14	1	2	3	5	6	3	4	5	4	3	1	4	1	1	3	1
Спектр жизненных форм, %	Lsl	100	50	34	20	17	34	25	20	25	34	—	—	—	—	—	—
	Sq	—	50	—	20	—	—	50	—	—	—	—	—	100	100	34	—
	Ll	—	—	66	20	33	33	—	—	—	—	—	50	—	—	33	100
	Sl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33	—
	Sc	—	—	—	20	17	—	25	80	50	—	100	50	—	—	—	—
	Fe	—	—	—	20	33	33	—	—	25	66	—	—	—	—	—	—

* Цифры соответствуют номерам синузий в тексте.

сухостепного пояса данной территории (Бязров, 1988), где только в одном типе степного биогеоценоза была встречена единственная лихеносинузия агрегационного типа ассоциирования.

Встречаемость лихеносинузий, в составе которых более 1 вида, около 43 %, но значение каждой из них в отдельности невелико, исключая лихеносинузию 8, сформированную *Parmelia vagans* и несколькими видами рода *Cladonia*, встречаемость которой 18 %. Фактически на почве среди дернин типчака, осоки, тимьяна и других сосудистых растений мы постоянно видим слоевища кочующей пармелии, к которым иногда присоединяются талломы других видов лишайников.

Эпилитные лихеносинузии сформированы 24 видами, принадлежащими к 6 группам жизненных форм лишайников. По 25 % от общего числа видов на камнях приходится на представителей родов *Acarospora* и *Aspicilia*, причем *Aspicilia desertorum* — самый обычный вид на камнях, его суммарная встречаемость на этом субстрате 62 %, а в лихеносинузии 1 (табл. 3) этот вид единственный. На каменистом субстрате явно доминирующих лихеносинузий нет, как, например, *Parmelia vagans* на почве. Самый высокий показатель встречаемости (9 %) на камнях имеют лихеносинузии 3 и 5. Встречаемость остальных эпилитных лихеносинузий от 1.5 до 7 %. Из общего их числа 5 (1—3, 4, 9) принадлежат к грегационному типу ассоциирования, лихеносинузия 5 — пример агрегационного типа, все остальные — миксгрегационные. Лихеносинузия 17 отличается как значительным видовым разнообразием (14 видов), так и числом представленных в ней жизненных форм (5). Таким образом, на каменистом субстрате чаще можно встретить лихеносинузии более сложного типа ассоциирования, тогда как на почве наблюдается обратное.

Выделенные таким способом лихеносинузии каждого субстрата в известном приближении можно рассматривать и как стадии развития лишайниковой растительности, и как свидетельство возраста сообщества. Так, широкое развитие на почве свободноживущей *Parmelia vagans* — показатель довольно продолжительного развития данного ландшафта как степного с относительно разреженным покровом. О сухости, открытости и разреженности местообитаний свидетельствует и наличие здесь представителей *Lecidea asiaecentralis*, *Collema minor*.

Довольно значительное число видов рода кладония на почве и сравнительно частая встречаемость их представителей показывают, что в сообществе достаточно много микроместообитаний, пригодных для лишайников-мезофитов. Приурочены они, как правило, к дернинам злаков, сфере воздействия кустиков *Pentaphylloides fruticosa*. Судя по составу напочвенных лишайников, идет процесс аридизации территории, ибо *P. vagans* занимает здесь довольно прочные позиции, а среди остальных видов также довольно значительная роль ксерофитов. Климаксовой

ТАБЛИЦА 3

Относительная встречаемость (%, числитель), покрытие (%, знаменатель) лишайников и другие показатели эпилитных лихеносинузий луговой петрофитной степи

Название лишайника	Жизненная форма	Лихеносинузии *																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Aspicilia desertorum (Krempelh.) Mereschk.	Cr	100/4.6	—	—	—	39/5.0	43/5.0	8/0.5	4/0.6	—	40/2.0	25/5.0	27/5.0	25/5.5	—	—	14/7.5	11/15.0	17/1.0	16/1.4
Caloplaca sp.	Cr	—	100/1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lecidea tesselata Flk.	Cr	—	—	100/0.3	—	15/0.2	14/0.1	8/0.5	—	—	20/1.1	—	9/0.3	—	7/8.0	—	—	4/2.0	—	—
Acarospora suprasedens H. Magn.	Sq	—	—	—	100/1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7/2.0	25/3.0	7/0.5	7/3.5	—	16/0.7
Aspicilia cinerea (L.) Koerb.	Cr	—	—	—	—	8/0.1	—	17/8.0	9/1.0	—	—	—	—	—	14/5.6	—	15/26.0	4/0.3	—	—
A. mikhnoi (Zahlbr.) Oxn.	Cr	—	—	—	—	8/8.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7/1.0	4/0.2	16/0.5	—
Catocarpon sp.	Cr	—	—	—	—	15/1.5	—	8/1.0	9/0.8	—	—	—	9/0.3	—	14/1.0	—	—	—	—	—
Diploschistes scruposus (Schreb.) Norm.	Cr	—	—	—	—	15/0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Candelariella vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.	Cr	—	—	—	—	—	—	—	9/3.5	—	—	8/0.3	—	—	—	—	7/9.0	7/1.5	—	—
Acarospora chlorophana (Wahlenb.) Massal.	Sq	—	—	—	—	—	—	8/0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17/1.0	—
A. veronensis Massal.	Sq	—	—	—	—	—	—	17/5.0	4/2.6	—	—	8/2.0	—	25/1.0	14/2.3	—	—	7/3.0	—	16/1.0
Aspicilia cupreoatra (Nyl.) Arn.	Cr	—	—	—	—	—	—	17/46.0	18/36.0	—	—	18/52.0	—	—	22/34.0	—	7/32.0	7/25.0	—	7/4.0
Lecidella carpathica Koerb.	Cr	—	—	—	—	—	—	17/10.5	4/0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Acarospora badiofusca (Nyl.) Th. Fr.	Sq	—	—	—	—	—	—	—	4/0.1	—	—	8/1.0	—	—	—	—	—	—	—	16/1.5

A. oligospora (Nyl.) Arn.	Sq	—	—	—	—	—	—	—	17/1.3	—	—	8/0.3	—	—	—	—	—	—	—	—
Dimelaena oreina (Ach.) Norm.	Dm	—	—	—	—	—	—	—	18/22.0	—	—	—	—	—	—	25/2.0	14/1.0	4/0.5	—	—
Lecanora muralis (Schreb.) Rabenh.	Dm	—	—	—	—	—	43/3.0	—	4/1.0	—	—	—	27/2.0	25/1.0	—	25/10.0	—	7/1.5	16/1.0	—
Parmelia taractica Krempelh.	Sl	—	—	—	—	—	—	—	—	100/0.5	40/3.0	25/2.4	19/4.0	25/1.0	—	—	—	11/6.0	—	—
Xanthoria elegans (Link.) Th. Fr.	Sl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9/0.3	—	—	—	—	4/0.2	—	—
Rhizoplaca chrysoleuca (Smith) Zopf	Uc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22/3.3	25/59.0	15/3.0	15/5.5	—	—
Acarospora sp.	Sq	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7/9.0	4/0.5	—	—
Aspicilia laevata (Ach.) Arn.	Cr	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7/5.0	—	—	7/6.0
A. alphoplaca (Wahlenb.) Poelt et Leuckert	Dm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17/2.5	—
Sarcogyne privigna (Ach.) Anzi	El	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17/1.5	22/0.4
Встречаемость лихеносинузии, %	Общая 80	6	1.5	9	1.5	9	6	3	7	1.5	6	4	4	1.5	4	1.5	3	6	1.5	4
Число видов	Всего 24	1	1	1	1	6	3	8	11	1	3	7	6	4	7	4	10	14	6	7
Спектр жизненных форм, %	Cr	100	100	100	—	100	66	87	55	—	66	43	50	25	57	—	60	43	33	43
	Sq	—	—	—	100	—	—	13	27	—	—	43	—	25	29	25	20	21	17	43
	Dm	—	—	—	—	—	34	—	18	—	—	—	17	25	—	50	10	14	33	—
	Sl	—	—	—	—	—	—	—	—	100	34	14	33	25	—	—	—	14	—	—
	Uc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	25	10	8	—	—
	El	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	14

Цифры соответствуют номерам синузий в тексте.

эпигейной лихеносинузией, видимо, здесь следует считать одновидовую *Parmelia vagans.*

На каменистом субстрате также преобладают ксерофиты — *Aspicilia desertorum, A. cupreoatra, Acarospora suprasedens* и ряд других. Одновидовая лихеносинузия *Aspicilia desertorum*, в значительной части приуроченная к гранитному щебню, видимо, последняя стадия развития лишайниковой растительности на камнях в этом сообществе, ибо под воздействием как физико-химических факторов, так и живых организмов обломки породы постепенно разрушаются. Но наиболее сложные конкурентные взаимоотношения имеют место в многовидовых лихеносинузиях. Видимо, развитие лишайниковой растительности на том или ином субстрате не является прямолинейным от простого к сложному, от группировок накипных лишайников к группировкам листоватых и кустистых лишайников. Процесс этот, вероятно, непростой, определяется конкретными условиями, и наряду с усложнением состава идет и упрощение его, поэтому наиболее древней может быть и лихеносинузия, сформированная одним видом накипного лишайника.

В лишайниковом покрове отмечены различные типы ассоциирования представителей видов и жизненных форм, хотя можно отметить, что в условиях изученной территории и на почве, и на камнях довольно редко произрастают вместе несколько видов одной жизненной формы. Заметно участие в формировании комплекса лихеносинузий сообщества простых синузий грегационного типа. В то же время нередки и лихеносинузии со сложным составом видов и жизненных форм лишайников.

Использованный метод выделения лихеносинузий по однородности ассоциирования видов и представителей разных групп жизненных форм лишайников в результате приводит к выявлению довольно большого числа лихеносинузий и создает впечатление необозримости их комплекса в сообществе. Невольно может возникнуть желание объединить какие-то выделенные лихеносинузии, чтобы уменьшить их число. Я не сторонник последнего, ибо считаю, что способ выявления синузий по ассоциированию видов и жизненных форм лишайников на уровне групп системы Голубковой (1983) базируется на трактовке синузий Gams (1918), который первым ввел это понятие в научную литературу, и вполне реально отражает характер группирования лишайников в сообществах. Но если у кого-либо возникнет желание объединить выделенные лихеносинузии в более крупные единства, то логичным будет делать это на той же основе, т. е. системе жизненных форм лишайников, только следует выбрать более высокий ранг этой системы в качестве критерия однородности: не уровень групп, как в табл. 2 и 3, а следующий уровень — классы. В этом случае среди напочвенных лихеносинузий характеризуемого сообщества изменений не произойдет, ибо почти все представители жизненных форм эпигейных лишайников сообщества, исключая Ll и Sl, принадлежат к разным классам системы. На каменистом субстрате изменения будут более существенными: останутся все одновидовые лихеносинузии — 1—4, 9, а также 17 (табл. 3). Будут объединены лихеносинузии (5+6+7+8), (10+11+12+13), (14+15+16), (18+19), т. е. здесь останется 10 единиц вместо 19. Если же кому-то и такое число покажется чрезмерным, то за меру однородности можно принять уровень типов системы жизненных форм (табл. 1). Но, повторяю, меня вполне устраивает степень однородности на уровне групп жизненных форм как наиболее информативный. Я привел эти примеры лишь для того, чтобы наглядно показать, что использованная в данной работе система жизненных форм лишайников пригодна для выделения лишайниковых группировок разного объема, важно лишь быть последовательным и не отклоняться от принятой меры однородности.

Таким образом, на конкретном примере анализ лихеносинузий степного сообщества я попытался показать, что лишайники в той или иной степени участвуют в формировании структуры биогеоценоза и фитоценоза как компонента первого. Поэтому общая методология анализа сообществ, исторически разработанная на основе изучения ценозов, сформированных сосудистыми растениями, должна быть распространена и на группировки слоевищных растений, в частности лишайников. Участие их в изученном сообществе в определенной мере усложняет его структуру, увеличивает эффективность использования солнечной энергии, лишайники дают прибежище и пищу ряду связанных с ними представителей беспозвоночных животных. Естественно, необходимо четко осознавать, что в данном биогеоценозе в сравнении с другими организмами роль лишайников не столь велика. Но и пренебрегать ими при изучении структуры биогеоценоза не следует, ибо можно упустить достаточно сложные и интересные взаимоотношения организмов друг с другом и со средой, причем в местообитаниях, где другие растения зачастую не селятся.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бязров Л. Г. Синузии эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов Марийской АССР // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 1065—1076. — *Бязров Л. Г.* Лишайниковые синузии в лиственничнике разнотравном (Хангайский хребет, МНР) // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 10. С. 1425—1438. — *Бязров Л. Г.* Группировки лишайников как структурные элементы биогеоценозов (экосистем) // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975. С. 73. — *Бязров Л. Г.* Лишайниковые синузии в лиственничнике с ивой осоково-злаково-луговоразнотравном (Хангайский хребет, МНР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, № 6. С. 112—122. — *Бязров Л. Г.* Лихеносинузии лиственничника злаково-осоково-крупнотравного (Хангайский хребет) // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука, 1977. С. 149—156. — *Бязров Л. Г.* Лишайники в сухих степях Восточного Хангая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, № 6. С. 66—80. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Голубкова Н. С., Бязров Л. Г.* Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 794—805. — *Горная* лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, 1983. 190 с. — *Дылис Н. В.* Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с. — *Мазинг В. В.* Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148—157. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1297—1309. — *Петровский В. В.* О структурных элементах фитоценозов // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 3. С. 382—393. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Степи* Восточного Хангая. М.: Наука, 1986. 182 с. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5—49. — *Трасс Х. Х.* Лишайниковые синузии как компонент биогеоценозов (экосистем) // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту: Изд-во Тарт. ун-та, 1965. С. 207—211. — *Трасс Х. Х.* Ценоэлементы в растительных сообществах // Тр. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 38. С. 184—193. — *Gams H.* Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrs. Naturforsch. Ges. Zürich. 1918. Bd 63, N 3. S. 293—493.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР,
Москва.

Получено 11 IX 1989.

SUMMARY

The classic understanding of sinusium is based on the concept of life forms of plants. Lichen sinusia of one of the meadow petrophyte steppe phytocoenose (confined to the absolute altitude ot 1760—1780 m) are distinguished as combinations of spatially isolated specific lichen groups, developing in the community in similar environmental conditions, and similar in species composition and life forms. The lichenosinusium *Parmelia vagans* (composed only of one species) is the most wide spread on the soil. This species participates in the formation of nine other more complicated lichenosinusia. Complex lichenosinusia are usually found on stony substrate, but there is no distinct dominant species among them.

УДК 581.44 : 582.623.2(571.121)

© 1990

Т. Г. Полозова

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ КУСТАРНИКОВЫХ ВИДОВ *SALIX* (*SALICACEAE*) НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

T. G. POLOZOVA. LIFE FORMS OF THE SHRUB SPECIES OF *SALIX* (*SALICACEAE*) ON THE WRANGEL ISLAND

Изучены жизненные формы четырех видов ив — широко распространенных доминантов растительного покрова о-ва Врангеля, каждый из которых относится к особой жизненной форме. Характер роста во врангельских популяциях жестко детерминирован: *Salix reptans, S. glauca* subsp. *callicarpaea, S. pulchra* представлены только простратными, крайне низкорослыми формами; *S. lanata* subsp. *richardsonii* — гемипростратный кустарник высотой до 0.7 м, что свидетельствует о реликтовом характере популяции этого вида на острове.

Участие ив в зональных типах растительности тундры исключительно велико, как ни в какой другой зоне. Если для классификации и широтного подразделения гипоарктических тундр одним из главных признаков выступают форма роста и высота карликовой березки (Александрова, 1977; Грибова, 1977), то для арктических тундр такую роль принимают на себя ивы. Так, для разделения подобласти арктических тундр на южную и северную широтные полосы В. Д. Александрова (1977) использует наряду с другими критериями исчезновение из плакорных тундр в северной полосе гемипростратных ив.

Полиморфность видов ив по признаку жизненной формы общеизвестна (Скворцов, 1966, 1968; Дервиз-Соколова, 1982а, б). Например, в растительности Чукотки *Salix pulchra* представлен четырьмя жизненными формами, *S. lanata* subsp. *richardsonii, S. glauca, S. polaris, S. phlebophylla, S. rotundifolia* — двумя. Т. Г. Дервиз-Соколова (1982а) отмечает не только полиморфность видов, но и диморфность и полиморфность популяций по этому признаку, при этом различные жизненные формы внутри популяции могут обратимо трансформироваться одна в другую.

Кустарниковые ивы в арктических тундрах о-ва Врангеля представлены особыми популяциями со своеобразной экологией (Юрцев, 1987). *Salix glauca*, имеющий простратную форму роста, доминирует в крайне сухих и малоснежных биотопах, нередко на карбонатных породах, в то время как западноевразиатские популяции его (в форме прямостоячего или гемипростратного кустарника) распространены в олиготрофных гипоарктических редколесьях и кустарниковых тундрах. *S. pulchra* на о-ве Врангеля (строго простратная форма) произрастает в умеренно увлажненных горных местообитаниях, тогда как на материковой Чукотке — это типично равнинный вид, свойственный кочкарным, осоковым и кустарничковым тундрам. *S. reptans*, встречающийся на Чукотке небольшими изолированными популяциями в основном в гористых районах около наледей (гемипростратный низкий кустарник или кустарничек), на о-ве Врангеля становится доминирующим видом на суглинистых равнинах и высоких речных террасах, не проникающим далеко в горы (строго простратная форма).

На основании сказанного выше возникла задача более пристального изучения своеобразной жизненной формы кустарниковых ив на о-ве Врангеля. Поскольку все три названных вида, а также *S. lanata* subsp. *richardsonii*, являются доминантами сообществ, занимающих ведущее место в растительном покрове острова, то биоморфологическое изучение их очень важно для познания структуры фитоценозов арктической тундры. Кроме того, изучение популяций кустарников на северном пределе их распространения представляет и самостоятельный научный интерес.

Материал собирался летом 1985 г. в окрестностях бухты Сомнительной (по *S. glauca* subsp. *callicarpaea* и *S. reptans*) и летом 1987 г. — в верховьях р. Неизвестной (по *S. pulchra* и *S. lanata* subsp. *richardsonii*). Были собраны разновозрастные особи в определенных ценотических популяциях в достаточной повторности (не менее 10—15 особей каждой возрастной группы). Недостатком собранного материала была малая повторность сенильных особей. Путем последовательного морфологического анализа особей разного возраста, проведенного по методике М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977) и Мазуренко (1986), создавалась картина развития кустарниковых ив в онтогенезе. Возраст отдельных структурных частей (побегов формирования, скелетных осей и т. д.), а в раннем возрасте — всей особи в целом, определялся путем подсчета годовых колец древесины.

Salix glauca subsp. *callicarpaea* (Trautv.) Böcher — стержнекорневой радиально-шпалерный (простратный) аэроксильный кустарник. На о-ве Врангеля очень обычен и широко распространен: доминирует в пятнистых и полигональных разнотравно-ивковых и мохово-ивковых тундрах на приморской равнине и на шлейфах горных склонов, содоминирует с *Salix rotundifolia* и *Dryas integrifolia* на основных и с *Carex lugens* — на кислых породах, встречается как примесь в горных разнотравных, в том числе в криофитно-степных сообществах на склонах южной экспозиции. Сообщества с доминированием *S. glauca* занимают наиболее сухие и дренированные местообитания на приморской равнине (краевые части надпойменной террасы, сложенные грубощебнистым и грубогалечным материалом). Во всех перечисленных сообществах *S. glauca* представлен одной жизненной формой, во внутренних межгорных котловинах и долинах (например, в верхнем течении р. Неизвестной, в верховьях р. Хищников) изредка встречается гемипростратная форма с приподнимающимися ветвями высотой 35—40 см.

Кустарник изучался нами в дриадово-ивнячково-моховой пятнистой кальцефитной тундре по краю высокой надпойменной террасы р. Сомнительной. Общее проективное покрытие растительности 45—50 %, в том числе *Salix glauca* — около 30 %, мхов — 35 %. Ива сизая образует куртины с большей или меньшей плотностью надземных побегов, основные ветви кустарника, достигающие 2.5—4 см в толщину, скрыты неглубоко (на 2—6 см) под моховым покровом, а местами выступают на поверхность; над щебнем или моховым покровом на 3—6 см поднимаются ростовые и генеративные олиственные побеги. Особи стланика занимают контуры до 1.5—2 и даже изредка до 2.5 м в поперечнике.

Стланик возобновляется семенами, которые прорастают на суглинисто-щебнистых пятнах, занимающих в этом фитоценозе 1/2 площади. На 25 м^2 поверхности пятен было обнаружено 32 ювенильных особи.

Для начальных этапов развития стланика характерны очень медленный рост (1—3 мм в год), небольшое количество (3—4) очень мелких листьев на побеге, практически полное отсутствие ветвления, извитой, прижатый к поверхности главный стволик.

С середины первого десятилетия начинается ветвление из спящих почек, боковые побеги растут вначале как укороченные и лишь после отмирания верхушки главного стволика приросты их увеличиваются. К середине второго десятилетия развиваются дополнительно еще несколько побегов из придаточных почек на основании главного стволика. Основание его разрастается в толщину, превращаясь в ксилоподий, сохраняющийся у радиально-шпалерных форм в течение почти всей жизни.

К 20 годам стланик представляет собой стержнекорневую шпалеру, 8—12 см в поперечнике, из нескольких радиальных разновозрастных плагиотропных ветвей (побегов формирования — ПФ, по: Мазуренко, Хохряков, 1977), отходящих от ксилоподия. ПФ слабо ветвятся, боковые побеги на них образуются либо путем акротонного очередного ветвления (побеги ветвления), либо из спящих почек в нижней части годичных побегов с задержкой в несколько лет (побеги дополнения).

Во второе десятилетие начинается нерегулярное плодоношение. Отмирание верхушек ветвей становится довольно обычным и играет заметную роль в формировании шпалеры, так как способствует ее горизонтальному разрастанию. Одной из причин отмирания верхушек ветвей является формирование генеративных побегов вместо вегетативных ростовых из верхних пазушных почек; таким образом, прирост ветви в длину прекращается и постепенно она отмирает целиком или до места отхождения крупного бокового ответвления. На ксилоподии видны обычно остатки отмерших ПФ. В корневой системе ярко выражено преобладание крупных стержневых корней, отходящих от ксилоподия, поэтому большую часть жизни ксилоподий сохраняется как центр образования новых ПФ или систем ПФ (по: Мазуренко, Хохряков, 1977), представляющих собой скелетные оси.

Для следующего десятилетия характерно начало формирования основных скелетных осей. Они образуются из базальных отрезков ПФ. К 30 годам скелетные оси состоят из 3—4 ПФ, последовательно сменяющих друг друга в поступательном нарастании скелетной ветви. Вместе с тем от ксилоподия отходят и менее долголетние ПФ (рис. 1). В последующие периоды жизни существенное изменение в структуру стланика вносит придаточное укоренение. Оно способствует увеличению приростов, продолжительности жизни скелетных осей, стимулирует образование вторичных центров кущения.

К 40 годам в основном завершается формирование структуры стланика, который представляет собой стержнекорневую шпалеру с небольшим числом укореняющихся скелетных осей, расходящихся от центрального утолщения; в местах укоренения образуются вторичные центры кущения, в которых развиваются в разное время по нескольку ПФ, часть из которых может дать начало скелетным осям более высоких порядков ветвления. Хотя побеги несколько лет подряд могут не ветвиться, надземный контур шпалеры очень плотно заполнен ими, это связано с весьма большим углом расхождения ветвей — от 45 до 150°. В дальнейшем каких-либо качественных изменений в структуре не появляется. Изменения выражаются в основном в отмирании скелетных осей.

Максимальный возраст по числу годичных колец (112 лет) был отмечен у образца № 43 (рис. 2), поперечный размер шпалеры 2.40 м. Ксилоподий толщиной 5.5 см, от него отходят 2 плагиотропные скелетные ветви. Одна ветвь (*А*) вместе с ответвлениями достигает 80 см, диаметр ее 27 см, на спиле в основании ветви 78 годовых колец. Другая ветвь (*Б*) имеет длину 125 см, диаметр 4×3.3 см, возраст 75 лет. Обе ветви и их крупные ответвления укоренены придаточными корнями, зоны укоренения от 5 до 12 см, от каждой из них отходит по нескольку нетолстых (максимальная толщина около 1 см) придаточных корней и ПФ разного возраста. Выше укоренения часто увеличивается диаметр ветвей, так, на одном из ответвлений скелетной оси *А* ниже укоренения диаметр ветви 13 мм (30 годовых колец), выше укоренения — 18 мм (36 колец). Концевые ветви шпалеры на протяжении 50—60 см совершенно не укореняются.

Вегетативные ростовые побеги ивы сизой относятся ко второму типу (по: Дервиз-Соколова, 1974, 1982а), для которого характерны восходящая кривая размеров листьев и междоузлий, мезоакротония (самые крупные почки верхние

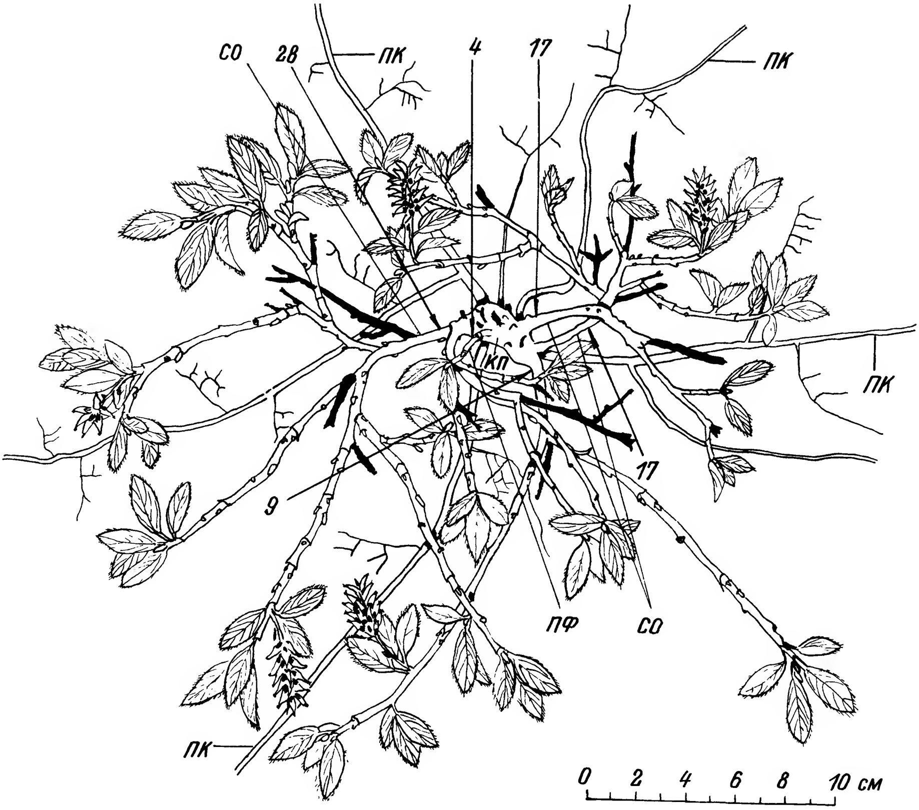


Рис. 1. 33-летняя радиальная шпалера *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*.
КП — ксилоподий, *ПК* — придаточный корень, *ПФ* — побег формирования, *СО* — скелетные оси; *цифры со стрелкой* указывают возраст соответствующей оси, *заливкой* показаны отмершие побеги.

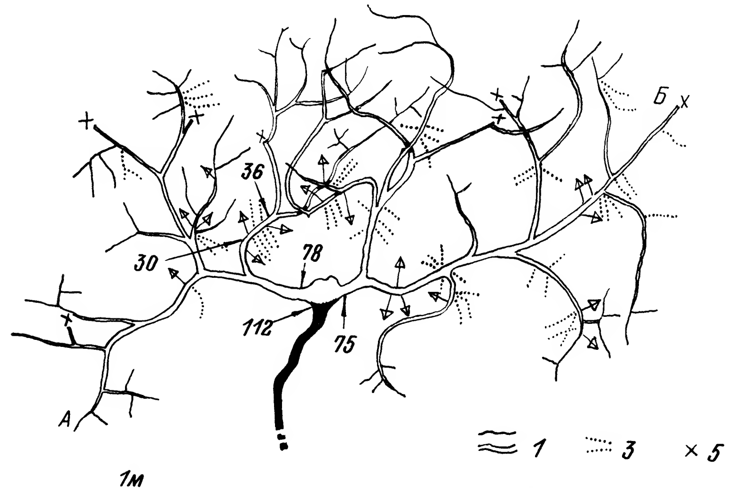


Рис. 2. Схематическое изображение 112-летней особи *Salix glauca* subsp. *callicarpaea* (в плане).
1 — осевые части ветвей разного порядка ветвления; *2* — главный корень; *3* — придаточные корни; *4* — побеги формирования, развившиеся из спящих почек; *5* — места отмирания верхушек ветвей. *А*, *Б* — скелетные ветви.

и средние), образование 5 листьев на побеге. Нижние 1—2 боковые почки остаются спящими, средние развиваются в генеративные побеги, верхняя — в замещающий верхушечный побег.

Начальные этапы развития стланика *Salix glauca* subsp. *callicarpaea* очень сходны с развитием простратного кустарничка *S. reptans*. Для обоих характерны очень медленное развитие в начале жизни, стержневой корень, недолговечные оси, отходящие от ксилоподия. В дальнейшем в результате придаточного укоренения *S. glauca* приобретает черты более крупного стланика: более длинные (свыше 1 м) и толстые (до 3—4 см) долговечные (несколько десятков лет) скелетные оси. Поэтому мы относим его к простратным аэроксильным кустарникам (или к кустарниковым стланикам).

Salix reptans Rupr. — простратный радиально-шпалерный геоксильно-аэроксильный стержне-придаточнокорневой кустарничек. Доминирует в трещиновато-пятнистых злаково-разнотравно-ивковых мохово-лишайниковых тундрах на суглинках южной приморской равнины. Обычен также в разнотравно-кустарничковых тундрах высоких речных террас. В отличие от тундр материковой Чукотки в растительном покрове о-ва Врангеля играет заметную роль.

Ива ползучая хорошо возобновляется семенами, прорастающими на влажном грунте голых пятен, и играет определенную роль в их зарастании. Взрослые плодоносящие особи обычно размещаются по межпятновым задернованным участкам вместе с мхами и лишайниками или образуют чисто ивовые куртинки на бугорках с очень небольшой примесью споровых и цветковых растений, развитию которых при плотном размещении ветвей ивы препятствует ее опад. Обычно одна особь ивы хорошо отделяется от других в пространстве. Самые крупные особи достигают около 1 м в поперечнике. Высота кустарничка над поверхностью мохово-лишайникового покрова 3—7 см. Все ветви плотно прижаты к поверхности, направление роста побегов текущего года также строго горизонтальное, над поверхностью приподнимаются листья, генеративные или слабо растущие боковые побеги.

Для начальных этапов развития ивы ползучей характерны незначительные приросты главной оси (1—2 мм), раннее ветвление, отмирание в конце первого десятилетия жизни главного стволика до половины или более, ювенильные листья. К 20 годам *S. reptans* представляет собой крохотную шпалерку из 3—6 плагиотропных ветвей длиной 1—5.5 см, расходящихся от утолщенного основания главного стволика — ксилоподия, который становится центром кущения кустарничка на последующие два десятилетия. В этот период жизни (10—20 лет) радиальные ветви укореняются очень редко. Неукоренившиеся или слабо укоренившиеся ПФ довольно быстро отмирают, и их место занимают новые, развившиеся из спящих почек ксилоподия. Смена их может происходить одновременно, тогда все живые ПФ имеют одинаковый возраст, или постепенно — ПФ разновозрастные. К 20 годам изредка можно наблюдать случаи образования генеративных побегов как женских, так и мужских. Годовые приросты по сравнению с первым десятилетием увеличиваются до 0.5—0.7 см. Ветвление из спящих почек преобладает над очередным ветвлением, видимо, потому, что годовые приросты в этот период все еще очень малы.

К 30 годам кустарничек образует шпалеру в 20—30 см в поперечнике (рис. 3). Почти все особи этого возраста несут генеративные побеги. Скорость разрастания в горизонтальном направлении увеличивается до 2—2.5 см в год. Успешность дальнейшего разрастания по периферии зависит от укоренения плагиотропных ПФ, что в немалой степени связано с влажностью субстрата. В месте укоренения образуется вторичный (парциальный) куст. Погруженный в лишайниково-моховой покров участок ПФ, соединяющий ксилоподий с молодым парциальным кустом, превращается во вторичное корневище — ксилоризом. Парциальный куст функционирует по типу первичного куста как зона продолжительного новообразования ПФ. Первые годовые приросты ПФ — максимальные, затем они

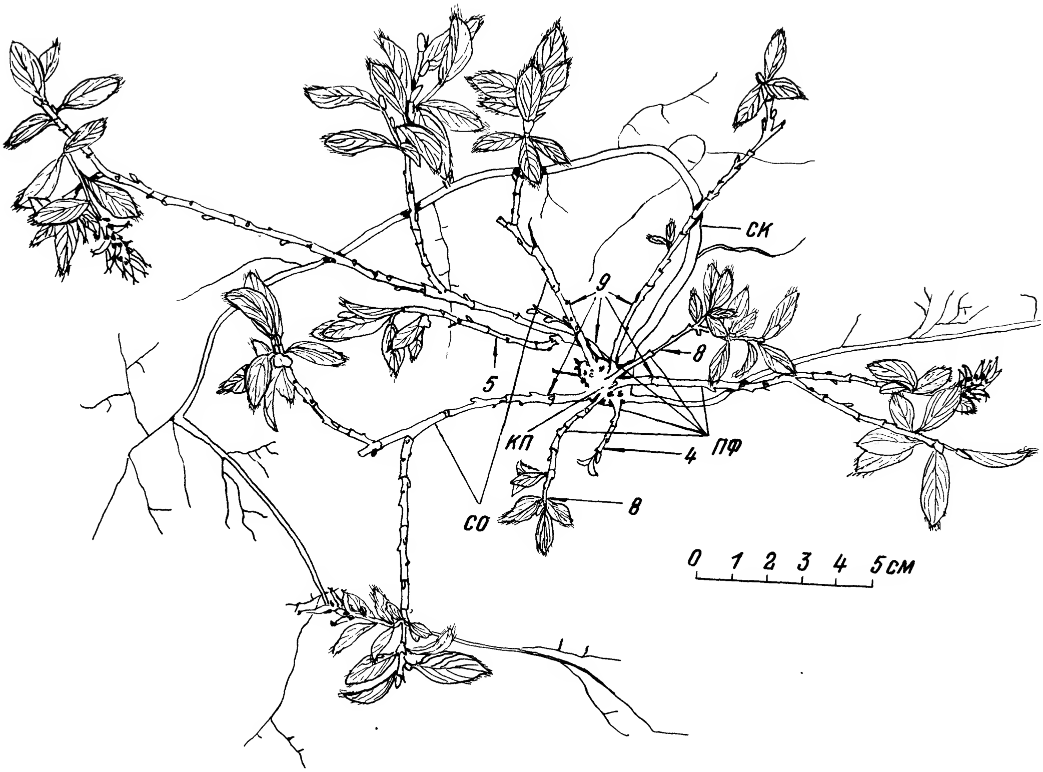


Рис. 3. 25-летняя особь *Salix reptans* в плане.
Обозначения те же, что на рис. 1.

уменьшаются, после чего побеги отмирают, начиная с верхних приростов, целиком или частично. Отмирание нередко связано с тем, что на коротких приростах все боковые почки, кроме самых нижних, спящих, реализуются в генеративные побеги, замещающего ростового побега вблизи верхушки не образуется. Ростовой цикл ПФ занимает 4—10 лет.

Дальнейшие возрастные изменения связаны с образованием новых парциальных кустов в местах сильного придаточного укоренения. По крайней мере до 80-летнего возраста все парциальные кусты бывают связаны в одну систему, в том числе сохраняется первичное утолщение, от которого отходят 1—3 мощных стержневых корня. Придаточное укоренение, а также парциальнокустовая структура выражены сильнее, чем у *S. glauca*. Общая миниатюрность, относящаяся ко всем вегетативным частям растения, включая и годовые приросты, не превышающие 2—3 см, дает основание для отнесения *S. reptans* к типу кустарничков.

Наибольшее число годовых колец (77) было встречено у образца № 15. Его размеры (шпалера 94×40 см в поперечнике) приближаются к максимальным для данных условий. Сохранилось центральное утолщение (5×6 см), от него отходят 3 мощных корня и 4 скелетные оси длиной 37—60 см, толщиной 1.2—2 см (у основания), в возрасте 39—57 лет; на этих плагиотропных укореняющихся осях образовалось три парциальных куста из 2—4 ПФ в каждом. Кроме ПФ от этих центров кущения отходят 2 скелетные оси II порядка, состоящие из базальных частей нескольких ПФ. К сожалению, нами не прослежены сенильные изменения в структуре кустарничка.

Грубо можно разграничить следующие начальные этапы онтогенеза радиально-шпалерного кустарничка: 1) плагиотропный слабо ветвящийся одиночный стволик с крайне замедленным ростом — до 10—15 лет; 2) первичный куст из многократно сменяющихся радиальных простратных разновозрастных ПФ — от 10—15 до 40—45 лет; 3) система парциальных кустов, связанных укоренившимися ветвями (ксилоризомами) между собой и с первичным центром кущения, — после 40—45 лет.

В побеговой системе кустарничка преобладают ростовые побеги, укороченных побегов крайне мало и они очень недолговечны. Удлиненные ростовые побеги развиваются как при очередном ветвлении, так и при ветвлении из спящих почек. Боковые побеги отходят от материнского под значительным углом (45° и более), что способствует более полному использованию пространства и более равномерному размещению ветвей в пределах контура шпалеры. Вегетативные побеги несут 4—6 листьев: нижний представляет собой почечную чешую, далее следуют 1—2 мелких листа, выше — 2—3 крупных. Нижние пазушные почки остаются спящими, из средних развиваются генеративные побеги, из 1—2 верхних — вегетативные, один из которых замещает отмершую верхушку материнского побега. Как говорилось выше, при снижении приростов все верхние пазушные почки становятся генеративными, что ведет обычно к отмиранию одного или нескольких верхних годичных побегов.

Salix pulchra Cham. — простратный геоксильно-аэроксильный придаточнокорневой кустарник. Образует на о-ве Врангеля особую, отличную от чукотской, расу со строго простратным ростом. На южной приморской равнине она в основном тяготеет к хорошо увлажненным участкам шлейфа. В горах встречается в нивальных тундрах, вдоль водотоков и по террасам рек. В межгорной котловине в верховьях р. Неизвестной широко распространен на некарбонатных породах. Интересно, что он сохраняет простратную форму в кустарниковых тундрах из *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, входя в них в состав напочвенного яруса и представляя собой контраст с гемипростратным видом *S. lanata*, образующим верхний ярус высотой 50—70 см.

Наблюдения проводились в верховьях р. Неизвестной, в мохово(*Tomenthypnum nitens, Hylocomium alaskanum, Aulacomnium turgidum*)-ивково(*Salix pulchra*)-дриадовой (*Dryas punctata*) бугорковатой и дриадово(*Dryas punctata*)-ивково(*Salix pulchra*)-осоково(*Carex lugens*)-моховой (*Hylocomium alaskanum, Aulacomnium turgidum*) тундрах, где *Salix pulchra* покрывает 20—25 % поверхности. Листья и верхушки коротких боковых побегов *S. pulchra* поднимаются над поверхностью на 3—8 см. Прилегающие к поверхности ветви стланика обрастают мхами и погружаются в торфянистый слой почвы на глубину до 8—10 см. Покров из *S. pulchra* имеет неясно выраженное куртинное сложение: куртины в поперечнике достигают 2.5—3 м; внутри куртин надземные побеги расположены рыхло, даже в самом центре покрытие их не превышает 60 %.

Всходы и ювенильные особи *S. pulchra* встречаются довольно редко, обычно они приурочены к минеральным бугоркам или плотным моховым кочкам. В первое десятилетие жизни сохраняется главный стволик, почти не ветвящийся, ползучий, годичные приросты очень малы (2—5 мм), весь стволик вырастает в длину до 3—5 см, затем отмирает почти до корневой шейки. ПФ (1—3) развиваются из спящих почек при основании первичного стволика, там же развиваются очень быстро и придаточные корни. Постепенно у корневой шейки формируется утолщение-ксилоподий. В следующее десятилетие приросты радиальных плагиотропных ПФ увеличиваются до 1.2—1.7 см в год. Ветви имеют ярко выраженную уплощенную структуру — боковые побеги простираются только в плоскости осевой ветви, верхушка ее многократно перевершинивается, при этом отмирают крупные верхние участки вместе с боковыми побегами; при отмирании и замещении верхушки резко изменяется направление роста ветвей, отклонение от материнской составляет угол в 45—90°, что помогает полнее заполнить площадь соответствующего сектора с центром на месте ксилоподия. Иногда направление роста ветви изменяется так сильно, что ее последовательно замещающаяся верхушка описывает полную окружность: ветвь как бы «ощупывает» вокруг себя поверхность в поисках наиболее удобного для придаточного укоренения микробиотопа. Надстраиваясь один над другим в горизонтальной плоскости, ПФ разных порядков образуют скелетную ось кустарника.

В возрасте около 30 лет начинается плодоношение. К этому времени стланик представляет собой шпалеру около 60—100 см в поперечнике с 3—5 скелетными ветвями, отходящими от ксилоподия, среди которых могут быть как ПФ, так и системы ПФ и скелетные оси. В местах укоренения скелетных осей образуются вторичные очаги кущения (Мазуренко, 1986), функционирующие довольно долго, от них отходят по нескольку (3—8) осей разного возраста и строения. Приведем примеры. Образец № 19: от центрального ксилоподия отходят 6 ветвей — 3 ПФ (в возрасте 6, 9 и 10 лет) и 3 скелетные оси (15, 25, 46 лет). Образец № 17: на центральном утолщении 5 ветвей — 1 ПФ (8 лет) и 4 скелетные оси (16, 23, 24, 27 лет). Образец № 22 (36 лет, на спиле у корневой шейки): на центральном утолщении 3 скелетные оси в возрасте 22, 24 лет и 31 года.

Для скелетных ветвей характерно более или менее регулярное рассеянное ветвление. Наблюдается несколько способов ветвления: 1) очередное акробазитонное из самых верхних или нижних (расположенных ниже генеративных) боковых почек прошлогоднего побега; 2) ветвление с запозданием на год из нижних почек побега позапрошлого года на стареющих ветвях — побеги дополнения (по: Мазуренко, Хохряков, 1977); 3) ветвление из спящих почек с большим запозданием в местах укоренения придаточными корнями — образование ПФ; 4) замещение верхнего многолетнего участка системы ПФ нижней более молодой ветвью (перевершинивание) — образование скелетной оси.

Предельный возраст стланика *S. pulchra* нами не выяснен, так как старые особи распадаются на фрагменты, интенсивно укореняющиеся и разрастающиеся по поверхности. Для определения возраста прежде всего необходимо установить первичный центр кущения (ксилоподий), но нельзя забывать, что в местах сильного укоренения также образуются утолщения ветвей и вторичные центры кущения. Таким образом, мы можем определить лишь «минимальный» возраст отдельной структурной части стланика — обычно скелетной оси того или иного порядка (I порядка, если ветвь отходит от первичного центра кущения, или *n*-го порядка, если мы имеем дело со вторичными центрами кущения). Так, возраст образца № 10 оказался не менее 65 лет, так как возраст наиболее старой скелетной оси I порядка — не менее 56 лет (по числу годовых колец в основании ветви), и к этой цифре надо добавить еще возраст первичной главной оси — около 10 лет. Этот образец представляет собой шпалеру 2.5 м в поперечнике с 11 радиальными ветвями (осями) от 0.3 до 1.7 м дл., 1.5—3.5 см толщ., в возрасте 10—45 лет и одной физиологически самостоятельной 56-летней ветвью с отмершим основанием, соединенным с центральным ксилоподием (рис. 4).

Нередок перехват ассимилятов придаточными корнями, с чем связано неравномерное утолщение стволиков по их длине; часты случаи, когда диаметр стволика и число годичных колец выше укоренения больше, чем на более старом участке ниже укоренения. Так, у того же образца (рис. 4) ниже вторичного центра кущения и придаточного укоренения зафиксировано 45 колец (диаметр ветви 1.5 см), в самом центре — 56 колец (диаметр ветви 3.6 см).

Ростовой вегетативный побег несет 7—8 листьев, включая почечную чешую, за которой следуют 2 мелких и сближенных листа, затем более крупные листья, разделенные длинными междоузлиями (самый крупный — предпоследний лист побега); соответственно размерам листьев изменяются размеры пазушных почек; наиболее крупные почки (7—9 мм дл.) содержат зачатки генеративных побегов (это чаще всего вторая—четвертая почки сверху); в первой—второй почках

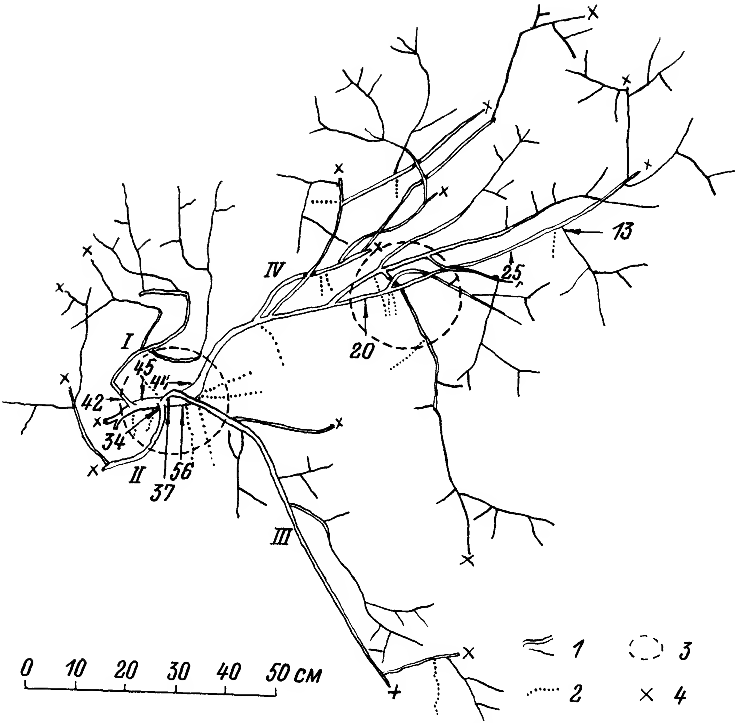


Рис. 4. Схематическое изображение (в плане) отделившейся системы скелетной оси I порядка, принадлежащей 65-летней особи *Salix pulchra.*

1 — осевые части ветвей разного порядка ветвления (*римскими цифрами I—IV* обозначены скелетные оси II порядка); *2* — придаточные корни; *3* — вторичные центры кущения; *4* — места отмирания верхушек ветвей; *цифрой со стрелкой* указано место спила и число годичных колец древесины на нем.

сверху закладываются зачатки вегетативных ростовых побегов; нижние почки остаются спящими.

Salix lanata subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. — гемипростратный геоксильно-аэроксильный кустарник. Образует ивняковые тундры по днищам межгорных котловин во внутренней западной и центральной частях острова. Сохранению этих сообществ благоприятствует наиболее теплый (в пределах острова) климат котловин (защита от морских ветров и туманов). Ива шерстистая приурочена к биотопам с хорошим увлажнением и накоплением снега и достаточно богатыми и дренированными почвами. В верховьях р. Неизвестной ивняковые тундры образуют значительные по площади массивы. Высота кустарника колеблется от 25 до 75 см, что представляет совершенно уникальное явление в подзоне арктических тундр вообще и на самом о-ве Врангеля в частности, так как в прибрежных частях острова и в более восточных его районах все ивы имеют только простратную форму.[1]

Ива шерстистая образует кустарниковый покров разной густоты — от единичных, редко разбросанных кустов, до сплошного, более или менее равномерного кустарникового полога. Сообщества, образуемые этим видом, представляют либо мозаику куртин кустарника и тундровых, тундрово-луговых и тундрово-болотных сообществ между куртинами (в разных соотношениях), либо более однородные по структуре редкотравно-моховые ивняковые тундры.

---

[1] Зависимость высоты *S. lanata* от летних температур показал для Арктической Аляски D. A. Walker (1985), который предложил использовать этот показатель для подзонального разделения растительности Арктического склона.

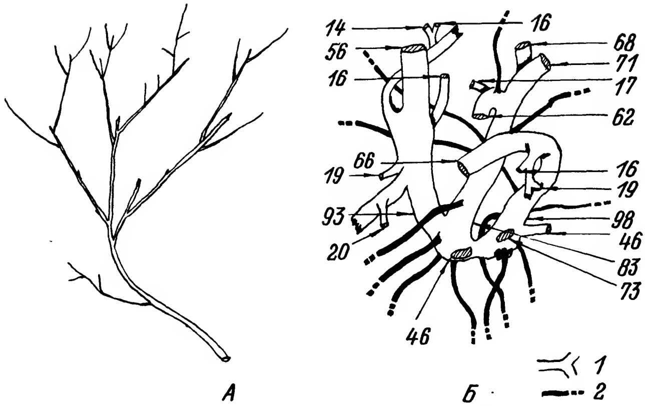


Рис. 5. Схематическое изображение разных частей куста *Salix lanata* subsp. *richardsonii*.

А — 16-летняя скелетная ось III порядка; *Б* — основание куста: *1* — скелетные оси I—III порядка, *2* — придаточные корни; *цифрами со стрелками* обозначено число годичных колец в местах, указанных стрелками.

Жизненная форма ивы шерстистой изучалась в дриадово (*Dryas integrifolia*)-осоково (*Carex lugens*)-ивняковой тундре, в довольно типичных для этого вида ценотических условиях на острове. Сомкнутость кустарникового яруса 65 %, средняя высота 60 см. Кустарниковый ярус в этих условиях сложен отделяющимися одна от другой куртинами ивы, представляющими собой разные клоны кустарника. Эти кусты, или клоны, имеют горизонтальные размеры от 2 до 4.5 м, ветви их расходятся из одного центра, полегают в основании и приподнимаются на концах; в центре куста высота ветвей на 15—20 см больше, чем на периферии, так как периферические обычно сильно полегают под тяжестью центральных ветвей. Кусты могут смыкаться друг с другом, но почти не налегают один на другой.

S. lanata хорошо возобновляется в этом сообществе. Всходы и подрост его появляются на прогалинах между кустами, причем можно наблюдать все его возрастные состояния — от всходов до старых деградирующих кустов.

Развитие *S. lanata* в онтогенезе типично для гемипростратных кустарников. Основание первичной оси полегает и укореняется в нижней части, верхняя же часть отмирает в возрасте 10—15 лет практически без бокового ветвления (изредка одна—две короткие ветви), годовой прирост менее 1 см, листья имеют ювенильную структуру (узкие и мелкие). Из спящих почек на полегшем основании первичного стволика развиваются ПФ, большинство которых даст начало скелетным осям. Кущение в основании главного стволика продолжается в течение последующих 30 лет. ПФ быстро полегают и укореняются в нижней части, полегшие участки составляют 1/3—1/4 их общей длины, растущие побеги всегда направлены вверх; к 25—30 годам кустарник вступает в период плодоношения. К этому времени он достигает 15—25 см в высоту, длина осевых ветвей 25—70 см, годовые приросты увеличиваются до 5—7 см. Заканчивается формирование системы скелетных осей I порядка; так, у образца № 16 (возраст около 30 лет) от основания первичного стволика отходило 7 скелетных осей в возрасте 13 (2 ветви), 15 (2 ветви), 17, 21, 28 лет.

Строение типичных кустов более позднего возраста рассмотрим на примере образца № 17. Высота куста 40—45 см в периферических частях и 60 см в центре, размер проекции кроны 2.5×2.7 м. Основание куста (рис. 5, *Б*) образовано тремя наиболее толстыми (2.9—4.3 см), соединенными вместе стволиками (оси I порядка) в возрасте 83, 93, 98 лет (по числу годовых колец на поперечных спилах), от них отходит около десятка наиболее мощных и старых придаточных корней толщиной 0.8—1.5 см и 8 скелетных осей II порядка, из которых две почти утратили связь с основанием куста (соединительные участки полусгнившие). Длина скелетных ветвей II порядка 1.12—1.85 м, толщина 2.5—4.8 см, возраст

56—73 года, все ветви имеют полегшую горизонтальную часть, которая составляет 30—40 % общей длины ветви; полегшие плагиотропные участки ветвей засыпаны опадом, покрыты оторфованными остатками мхов, частично зарастают травой и мхами, здесь от них отходят крупные и мелкие корни, причем первые выходят далеко за пределы контура кроны куста (корень толщиной 15 мм имел в длину 2.85 м, проходил в верхнем слое почвы, почти не углубляясь, ниже 10 см).

На плагиотропных укоренившихся ветвях находится много активно растущих и ветвящихся спящих почек (скрытых укороченных побегов, по: Любименко, 1900). Из них развиваются ПФ, со временем превращающиеся в новые скелетные оси. В рассматриваемом примере это оси III порядка, размеры и возраст их оказались примерно одинаковы: 67—83 см, 14—20 лет. По-видимому, кущение имеет свою периодичность, связанную с общими возрастными изменениями в структуре кустарника.

В отличие от простратных ив скелетные ветви ивы шерстистой имеют более сложное морфологическое строение — у каждой из них различаются: 1) плагиотропная (полегшая) часть stволика с редкими боковыми ответвлениями, 2) вертикальная (вернее, дуговидно изогнутая) часть, также почти без ветвей и 3) крона из многочисленных, отходящих под острым углом ветвей разных порядков, среди которых теряется центральная ось. Соответственно в онтогенезе скелетной оси можно выделить различные периоды роста: 1) период интенсивного роста (приросты около 10—15 см в год), сильного полегания, слабого ветвления (ветвление начинается в конце первого десятилетия жизни) скелетной оси (рис. 5, *А*), 2) период снижения приростов (до 2.5—5 см), замедления полегания, усиления ветвления, вступления в генеративное состояние и начала отмирания как отдельных побегов, так и целых верхушечных порций кроны, 3) период отмирания старой кроны и частичного обновления ее за счет побегов дополнения и побегов формирования с более коротким циклом, из спящих почек в нижней части кроны. Первый период продолжается до 15—20 лет, второй — до 50—60, третий — после 60 лет (имеется в виду возраст не всей особи, а лишь самой скелетной оси).

У большинства взрослых особей в скелетной системе преобладают оси II порядка, оси III и IV порядков встречаются редко и, по-видимому, они менее долговечны. Максимальный возраст скелетных осей, определенный по числу годовых колец, оказался равным 98 годам. Отсюда следует, что возраст этого экземпляра кустарника насчитывает не менее 140 лет (возраст первичного стволика около 10 лет, возраст осей I порядка в период образования осей II порядка — 20—30 лет, собственный возраст оси II порядка — около 100 лет).

В конце онтогенеза наблюдается сенильная партикуляция — единая особь семенного происхождения распадается на 3—4 фрагмента, но такая партикуляция большой роли в вегетативном размножении (разрастании) не играет, так как происходит в позднем возрасте в пределах территории, давно занимаемой данной особью.

В побеговой системе кустарника преобладают удлиненные ростовые побеги длиной от 1.5 до 15 см, несущие (5) 6—8 (10) листьев: нижний лист чешуевидный (почечная чешуя), выше расположены 2—4 мелких листа с узкими прилистниками, затем 3—5 более крупных расставленных листьев с широкими прилистниками; пазушные почки резко различаются по величине (крупные — в пазухах верхних, мелкие — в пазухах нижних листьев). Из верхних почек развиваются удлиненные вегетативные (в том числе побег, замещающий отмершую верхушку материнского) и генеративные побеги. Побеги этого вида относятся к типу «arctica», по А. К. Скворцову (1968), или ко II типу, по Дервиз-Соколовой (1974, 1982а).

Из рассмотренных четырех видов ив три (*Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *S. pulchra*, *S. lanata* subsp. *richardsonii*) являются кустарниками, о чем говорят крупные размеры всех частей — толщина и длина скелетных ветвей, годовые приросты, достигающие 10 см и более (особенно у двух последних видов), крупные листья. Один вид (*S. reptans*) — кустарничек. У простратных форм (*S. glauca* subsp. *callicarpaea*, *S. reptans*, *S. pulchra*) подземная часть преобладает над надземной, у *S. lanata* subsp. *richardsonii*, наоборот, преобладает надземная часть.

Значительные различия между видами наблюдаются в начале онтогенеза: у *S. lanata* subsp. *richardsonii* и *S. pulchra* период первичного кущения более короткий, уже первые поколения ПФ дают начало плагиотропным скелетным осям, в то время как у *S. glauca* subsp. *callicarpaea* и *S. reptans* первые ПФ живут недолго, многократно сменяя друг друга в процессе кущения, продолжающегося до 30—35 лет, пока в местах укоренения не возникнут вторичные кусты. Парциальнокустовая структура наиболее выражена у *S. reptans*, для *S. glauca* subsp. *callicarpaea* и *S. pulchra* более характерно рассеянное ветвление скелетных осей, хотя в местах укоренения наблюдается больше побегов кущения (формирования).

S. lanata subsp. *richardsonii* имеет более расчлененные скелетные ветви, состоящие из горизонтальной слабо разветвленной части, дугообразной восходящей части и кроны из многочисленных вертикально направленных побегов ветвления, дополнения, формирования.

Всем изученным видам присуща способность к придаточному укоренению ветвей, но *S. glauca* subsp. *callicarpaea* и *S. reptans* в первую половину жизни несомненно являются стержнекорневыми, да и во второй половине жизни среди немногочисленных корней у них обычно выделяются 1—3 наиболее мощных, у *S. pulchra* и *S. lanata* subsp. *richardsonii*, помимо крупных, на полегшей части ветвей развивается большое количество мелких ветвистых придаточных корней.

На открытых малоснежных биотопах, характерных для *S. glauca* и *S. reptans* на о-ве Врангеля, заметную роль в формировании радиальной шпалеры играют процессы отмирания. С этим связано образование утолщенного ксилоподия в основании первичного стволика, являющегося естественным центром шпалеры и первичным долго функционирующим центром кущения. Частые случаи синхронного отмирания побегов кущения, отходящих от ксилоподия, свидетельствуют о том, что сильные ветры, малоснежность и сухость субстрата играют заметную формообразующую роль у этих видов в крайних условиях существования. Но вместе с тем надо отметить, что плагиотропный характер роста — наследственная черта врангельских популяций, он сохраняется и в защищенных микробиотопах и одинаково проявляется как при видимых внешних повреждениях, так и без них. В связи с этим особенно примечателен факт сохранения в условиях подзоны арктической тундры гемипростратного кустарника *S. lanata* subsp. *richardsonii*, высота которого соразмерна с высотой ивы шерстистой в подзоне типичных или даже южных тундр. Вероятно, врангельскую популяцию этого вида надо признать реликтовой, в отличие от популяций трех других видов ивы, жизненная форма которых находится в большем соответствии с современными условиями острова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 187 с. — *Грибова С. А.* Широтная дифференциация растительного покрова тундр европейской равнины // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 37—46. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, № 2. С. 71—81. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Морфология ив Северо-Востока СССР в связи с проблемами жизненной формы покрытосеменных растений: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1982а. 53 с. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1982б. Т. 67, № 7. С. 975—982. — *Любименко В. Н.* О спящих почках // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. 1900. Т. 30, вып. 3. С. 195—260. — *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с. —

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с. — *Скворцов А. К.* Ивы секции *Phylicifoliae* во флоре СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, № 4. С. 26—33. — *Скворцов А. К.* *Salicaceae* // Арктическая флора СССР. Вып. 5. М.; Л.: Наука, 1966. С. 7—118. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 260 с. — *Юрцев Б. А.* Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1649—1661. — *Walker D. A.* Vegetation and environmental gradients of the Prudho Bay region, Alaska. S. l. (CRREL Report 85—14). 1985. 239 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 XII 1989.

SUMMARY

Life forms of widespread dominant willow species of the vegetative cover of the Wrangel Island have been studied. Each of the species belongs to a particular life form. The growth character in local populations is strictly determined, *Salix reptans, S. glauca* ssp. *callicarpaea, S. pulchra* have only prostrate dwarf forms, while *S. lanata* ssp. *richardsonii* is the hemiprostrate shrub up to 0.7 m in height. This indicates the relic character of the latter taxon on the Wrangel Island.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.15 : 581.47 : 582.998
© 1990

Д. Д. Басаргин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГОМЕОРЕЗИС КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *SAUSSUREA MAXIMOWICZII* (*ASTERACEAE*)

D. D. BASARGIN. THE VARIABILITY AND HOMOEORHESIS OF CARPOLOGICAL FEATURES OF *SAUSSUREA MAXIMOWICZII* (*ASTERACEAE*)

Приводятся и обсуждаются данные о непрерывной изменчивости карпологических A—P-признаков восточноазиатского вида *Saussurea maximowiczii.* Гомеорезис анализируемых признаков прослеживается в особенностях их количественной изменчивости в пространстве и во времени. Характер варьирования линейных параметров A—P-морфоструктуры (семянка—хохолок) рассматривается в качестве одного из элементов таксономической специфичности исследуемого вида. Показано, что популяционные фенодевиации генофенетически лимитированы.

Есть уже первые сведения о таксономическом значении специфических черт изменчивости карпологических признаков соссюрей Дальнего Востока (Басаргин, 1988). В частности, сообщалось, что модальные линейные параметры A—P-морф (A — семянка, P — хохолок, паппус) у восточноазиатского вида *Saussurea maximowiczii* Herd. находятся в пределах A=6—7 мм и P=9—10 мм. Функционал $A \leftrightarrow P$ (m-морфы) как полигенный маркер особенностями своего варьирования отражает генофенетическую специфичность вида. В цитированной выше работе данные о *S. maximowiczii* приводятся на основе анализа материалов, собранных нами в 1985 г. в разных географических пунктах ареала вида в пределах советского Дальнего Востока. Продолжение исследований дальневосточных видов рода *Saussurea* DC. показало, что особенности варьирования $A \leftrightarrow P$-функционала у видов данного рода представляют интерес в аспекте познания уникальных свойств популяционных систем как элементарных единиц эволюционного процесса. Затрагиваемый вопрос находится в тесной увязке с необходимостью корректной интерпретации непрерывной изменчивости морфоструктурных элементов, что диктуется категоричными требованиями ортодоксальной таксономии и систематики. Приходится также всегда считаться с тем, что возрастают потребности в разнообразной информации об изменчивости популяций в ресурсоведении и в решении современных проблем сохранения генофонда растений.

Изучение непрерывной изменчивости A—P-признаков соссюрей сопряжено с тем, что любые количественные признаки организмов в генетическом аспекте являются более сложными в сравнении с качественными признаками и тонкая аналитическая работа с ними методически более трудоемка, так как необходимо постоянно учитывать средовые фенотипические модификации, случайные отклонения в виде флуктуирующей асимметрии исследуемых структур. Вместе с тем количественные признаки являются удобным объектом для изучения влияния стабилизирующего отбора на полигенную изменчивость популяций, представляют собой своеобразные «индикаторы» среды и отражают ее воздействие на организм (Животовский, 1988).

Относительные $p-q$-частоты m-морф ($A \leftrightarrow P$) модельной популяции *Saussurea maximowiczii*

A-морфы	*P*-морфы				*N*
		8	9	10	
5	0.01	0.04	0.04	0.01	0.10
	0.01	0.11	0.18	0.03	0.33
6	0.01	0.12	0.27	0.10	0.50
7	—	0.01	0.03	0.03	0.07
N	0.03	0.28	0.52	0.17	1.00

В связи с затронутой выше проблематикой была поставлена задача определить параметры непрерывной изменчивости карпологических $A-P$-признаков *S. maximowiczii* в пределах одной модельной панмиктической популяции. Целью данной работы является получение новой информации о поведении $A-P$-признаков вида для соответствующей интерпретации фактических данных. Полевые наблюдения in situ (биомониторинг) и сбор дополнительных материалов были проведены в 1985—1989 гг. на п-ове Муравьева-Амурского (Южное Приморье, залив Петра Великого Японского моря), где объектом изучения была локальная популяция *S. maximowiczii.* Сбор семянок проводили в период массовой диссеминации растений (первая декада октября). В процессе отбора материалов выбраковывали все семянки, пораженные естественными вредителями и деформированные. Линейные измерения семянок-летучек выполнены по единой методической схеме (Басаргин, 1988), построены соответствующие матрицы. Обработка массивов исходных данных выполнена по описанной методике (Животовский, 1979, 1980; Басаргин, 1988). Анализ репрезентативных выборок (объем $N=500$ семянок) выполнен с помощью применения мер r-сходства и μ — показателя меры, оценивающей степень внутрипопуляционного разнообразия.

В составе подрода *Saussurea* вид *S. maximowiczii* является единственным представителем секции *Laguranthera* (C. A. Mey. ex Endl.) Lipsch. во флоре советского Дальнего Востока. Изменчивость признаков вегетативной системы этого вида характеризуется более узкими пределами, чем, например, у *S. pulchella* (Fisch.) Fisch. Изменчивость же генеративных признаков, наоборот, имеет более высокие показатели, чем у *S. pulchella.* Сравнение параметров непрерывной изменчивости $A-P$-признаков *S. maximowiczii*, по данным изучения материалов, собранных в 1985, 1986 и 1988 гг., показывает, что они являются относительно стабильными.

Обратимся к рассмотрению некоторых важных деталей. В частности, акцентируем внимание на матрице $A \times P = 4 \times 4$ статистической совокупности исходных данных о частотах m-морф модельной популяции *S. maximowiczii.* Интересующая нас матрица приведена выше (см. таблицу).

Приведенная таблица, как цифровой дескриптор, представленный 15 членами совокупности, показывает, что модальной морфой является варианта $A_{(6-7)}-P_{(9-10)}$. Отношение суммарных частот модальных $A-P$-морф равно $0.50/0.52 \approx 0.96$. Это высокий показатель, свидетельствующий о тесной взаимосвязи линейных параметров $A-P$-морф. Ряд всех отношений $A:P$ находится в пределах 0.40—0.87, но наибольший процент количественного состава морф приходится на показатель отношения 0.67. Напомним, что отношения $A:P$ у соссюрей по своим показателям приближаются к значению 0.50 (Басаргин, 1988).

По формуле $\mu = (\sum_{i=1}^{m} \sqrt{p_i})^2$ определяли меру, оценивающую степень внутрипопуляционного разнообразия $A-P$-морф по их суммарным p и q частотам. После извлечения квадратных корней и возведения суммы в степень получили следующие показатели:

$$\text{для } A \quad \mu = (0.32+0.57+0.71+0.26)^2 = 3.46,$$
$$\text{для } P \quad \mu = (0.17+0.53+0.72+0.41)^2 = 3.35.$$

В процентном выражении отношение $A:P$ представляется показателями 49.2 : 50.8, т. е. максимально близко к 1 : 1.

Сравнение данных по общим m-морфам модельной локальной популяции (1988 г.) и суперпопуляции (1985 г.) с помощью показателей r-сходства ($r=\sum_i\sqrt{p_iq_i}$) также выявляет значительную близость рассматриваемой пары. После извлечения квадратных корней и суммирования получаем:

$$\text{для } A_1-A_2\ r=0.14+0.32+0.42+0.08=0.96,$$
$$\text{для } P_1-P_2\ r=0.04+0.28+0.46+0.21=0.99.$$

По общим матричным m-морфам r-сходство популяций разного объема, согласно данным по материалам 1985 и 1988 гг., также представляется весьма значительным, а именно $r=0.91$. Сравнивались параметрические данные о непрерывной изменчивости признаков модельной популяции по результатам материалов 1986 и 1988 гг. Получены следующие показатели:

$$A_1-A_2\ r=0.15+0.32+0.40+0.10=0.97,$$
$$P_1-P_2\ r=0.03+0.22+0.45+0.25=0.95.$$

Меры разнообразия m-морф — $\mu=11.36$ (1986 г.) и $\mu=11.56$ (1988 г.) — в процентном выражении составляют 49.6 : 50.4, т. е. почти равно 1 : 1. Все полученные выше показатели убеждают в правомерности нашего представления о генофенетической стабильности $A-P$-признаков вида по 4-компонентному дескриптору $D\ [A,\ P,\ A:P,\ A\leftrightarrow P]$. Таким образом, результаты изучения материалов, собранных в 1985—1988 гг., показывают, что гомеомерность исследованных признаков *S. maximowiczii* поддерживается на высоком уровне. В литературе же приводятся в основном фрагментарные сведения о неустойчивости большинства признаков соссюрей (Липшиц, 1960, 1962, 1979; Ohwi, 1965; Поляков, 1967), чем мотивируются определенные затруднения в таксономическом изучении некоторых групп рода.

В порядке обсуждения важно отметить, что одним из основных узловых понятий популяционно-генофенетического подхода является стабильность развития — гомеорезис (гораздо реже употребляется термин «гомеорез») (Захаров, 1982). Что такое гомеорезис? Это редко употребляемое генофенетическое понятие определяется в наиболее общем виде как некий стабилизированный поток определенных траекторий развития (Уоддингтон, 1970), что близко к понятию о генетическом равновесии диплоидной панмиктической популяции.

Теоретический анализ К. Уоддингтоном (1970) моделей развития биосистем показал, что функционирование эпигенотипа популяций в процессе эволюции предопределено таким образом или в такой степени, когда процесс их развития оказывается «канализованным» — жестко направленным, несмотря на наличие различного рода помех как со стороны внешней, так и внутренней (генотипической) среды.

Несмотря на некоторые генотипические различия развивающихся организмов популяции, ее фенотипический спектр на некотором уровне сохраняется выровненным. При оценке стабильного развития не в «динамике» (т. е. при анализе процесса развития), а на одной стадии онтогенеза (например, при анализе взрослых особей) выявляется способность к формированию сходного фенотипического эффекта в соответствующем диапазоне условий развития (Захаров, 1982). Очевидно, имеет смысл говорить о гомеорезисе лишь в отношении отдельного определенного признака. Таким образом, уточняем, что стабильность развития — это более широкое понятие, чем гомеорезис, под которым следует понимать генетическую устойчивость развития в популяции конкретных признаков x_1, x_2, x_3, ..., x_m. В отношении качественных признаков острота проблемы не ощущается, что же касается количественных признаков, то вопрос об их устойчивости связан со многими сложностями.

Как полагает В. М. Захаров (1981, 1982), практически единственным критерием, позволяющим однозначно оценить уровень устойчивости развития, оказывается флуктуирующая асимметрия, представляющая возможность анализа развития разного фенотипического эффекта на одной и той же генетической основе. Специальные популяционно-морфологические исследования обнаружили прямую связь уровня случайной изменчивости (измеряемой по асимметрии) с уровнем стабильности развития популяций. Наблюдающаяся при флуктуирующей асимметрии изменчивость, выражающаяся в незначительных ненаправленных отклонениях (модификациях) от идеальной симметрии, может рассматриваться как следствие случайных естественных нарушений развития. Вообще полагают, что большинство альтернативных признаков является результатом закономерных нарушений развития — это фенодевиации (Rasmuson, 1960). Гомеорезис развития популяций в условиях постоянно флуктуирующей экологической среды поддерживается стабилизирующим отбором.

Согласно выше приведенным данным, фенодевиации $A-P$-признаков у *S. maximowiczii* ограничены определенными рамками в пространстве и во времени. Уровень стабильности развития популяции обратно пропорционален уровню ее фенодевиаций. Однако более точной будет формулировка в ином изложении: уровень стабильности развития популяции определяется лимитированным уровнем ее фенодевиаций в пространстве и во времени. Меры разнообразия $A-P$-морф у *S. maximowiczii* варьируют в широком диапазоне, но сходство популяций по $A-P$-морфам (точнее, по лимитам их генофенетической изменчивости) определяется высокими показателями, что свидетельствует о стабильности развития популяций. Сам по себе этот факт является немаловажным для понимания таксономической дифференциации соссюрей по особенностям изменчивости их карпологических признаков.

Результаты исследований непрерывной изменчивости $A-P$-признаков у соссюрей не согласуются с априорными выводами П. П. Полякова (1967) о том, что хохолок — образование, не имеющее отношения к плоду, и что якобы он имеет наибольшее значение в систематике в сравнении с семянкой. В действительности это не так, потому что морфоструктурная $A-P$-система является конкордантной, отношения $A : P$ коррелятивны. Важно отметить, что A- и P-морфы в отдельности по своим признакам в таксономии имеют гораздо меньшую ценность, чем в совокупности $A : P$ или $A \leftrightarrow P$. Именно поэтому $A-P$-совокупность как полигенный маркер заслуживает внимания в качестве весомой компоненты таксономического паттерна видов. Термин «паттерн», как и термин «гомеорезис», также редко употребляется в литературе, при этом отсутствует толкование смысла этого понятия, имеющего важное значение для таксономических построений. Паттерн — не только некий общий план строения чего-то, это основополагающая структура какой-либо конкретной групповой системы, например любого таксона. Допустим, сравниваются два криптических вида по принципу $A=B$ (паттерн A и паттерн B идентичны) или $A \neq B$ (при наличии несовпадений паттернов по каким-либо элементам, т. е. модели различаются). Если наблюдается гомеорезис признаков $x_i - x_m$ у сравниваемых видов A и B, то, следовательно, суждения будут основываться на том, что анализируемые признаки могут рассматриваться в качестве элементов паттерна A и паттерна B. При совпадении или близких значениях параметров, т. е. когда фактически $A=B$, вероятен вывод о таксономической однородности $A-B$-организмов (один вид). При несовпадении параметров ($A \neq B$) вывод может быть противоположным.

Несомненно, приемлема экстраполяция данных о непрерывной изменчивости $A-P$-признаков *S. maximowiczii* на другие виды соссюрей, так как установленная закономерность этой изменчивости не может быть уникальной, т. е. действующей только в рамках одного вида, в целом же черты количественной изменчивости $A-P$-морфоструктур видоспецифичны. Таким образом, в популяционно-таксономических интерпретациях приоритетны четыре понятия: гомеорезис, паттерн, сходство, различие.

В заключение сформулируем выводы: 1) карпологическая морфоструктура (семянка—хохолок, *A*—*P*-система) у *S. maximowiczii* является в значительной мере стабильной (линейные параметры и их отношения у *A*—*P*-морф варьируют в одних и тех же пределах), генофенетически уравновешенной, т. е. гомеомерность карпологических признаков относительно устойчива; 2) выявленные фенодевиации *A*—*P*-признаков лимитированы генетическими запретами, пороговые критические значения изменчивости количественных признаков характеризуются определенными предельными ограничениями.

Полученные результаты подтверждают полезность и перспективность исследований количественной изменчивости карпологических признаков соссюрей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д. Изменчивость карпологических признаков некоторых видов рода *Saussurea (Asteraceae)* Дальнего Востока // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 540—547. — *Животовский Л. А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 4. С. 587—602. — *Животовский Л. А.* Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828—836. — *Животовский Л. А.* Об использовании количественных признаков в фенетике популяций // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 185—190. — *Захаров В. М.* Рассмотрение случайной изменчивости развития (на примере асимметрии) как метод анализа стабильности развития // Всесоюз. совещ. эмбриологов: Тез. докл. М.: Наука, 1981. С. 64. — *Захаров В. М.* Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 45—55. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* и его представители в СССР // Тр. МОИП. 1960. Т. 3. С. 171—192. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 335 с. — *Уоддингтон К. Х.* Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. Т. 1. С. 11—46. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p. — *Rasmuson M.* Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability // Hereditas. 1960. Vol. 46. P. 511—535.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 VIII 1989.

УДК 582.26 : 581.526.426

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

Р. Р. Кабиров

АЛЬГОСИНУЗИИ ЮЖНОЙ ТАЙГИ И ИХ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ОСВОЕНИЯ ТЕРРИТОРИИ

R. R. KABIROV. ALGOSINUSIA OF SOUTHERN TAIGA AND THEIR CHANGES IN THE COURSE OF INDUSTRIAL DEVELOPMENT OF THE TERRITORY

Рассмотрены закономерности деградации лесных альгосинузий в подзоне южной тайги в результате хронического техногенного загрязнения.

Почвенные водоросли в лесном фитоценозе образуют одну из его структурных частей — альгосинузию. Качественный и количественный состав альгосинузий зависит от типа леса и особенностей почвенно-климатических условий местообитания. В то же время Т. И. Алексахина и Э. А. Штина (1984) отмечают, что во всех типах леса преобладают зеленые водоросли; обычной, постоянно присутствующей группой, иногда достигающей массового развития, являются желтозеленые водоросли; синезеленые не играют заметной роли, беден видовой состав диатомовых. Биомасса и численность водорослей колеблются в значительных пределах. По некоторым оценкам, одномоментная биомасса водорослей различных лесных альгосинузий составляет от нескольких килограммов до нескольких сотен килограммов на 1 га (Алексахина, Штина, 1984). Численность водорослей в лесных фитоценозах по сравнению с луговыми, степными и агрофитоценозами невысокая, в среднем она выражается десятками тысяч клеток в 1 г почвы, хотя в отдельных случаях численность может достигать значительных величин. Например, в остепненном бору — 723.7 тыс. клеток в 1 г почвы (Гаель и др., 1980); под посадками сосны на выработанных торфяниках численность доходила до 5 млн. клеток на 1 см^2 поверхности (Бусыгина, 1976).

При равных условиях в производных лесах развитие водорослей идет более интенсивно, чем в исходных коренных лесах. Так, если в ельнике на дерново-подзолистой почве (Московская обл.) альгосинузия включала 74 вида, численность водорослей в горизонте A_0 составляла 128.1 тыс. клеток, то в березняках флористическое разнообразие увеличивалось до 80—102 видов, а численность возрастала до 157.6—204.9 тыс. клеток в 1 г субстрата (Чаплыгина, 1977; Алексахина, Штина, 1984).

В процессе хозяйственного освоения происходит разрушение и деградация лесных экосистем. Практически около каждого крупного промышленного предприятия можно обнаружить зоны экстремального загрязнения. При этом неблагоприятное воздействие антропогенных факторов сказывается на всех компонентах экосистемы, в том числе и на почвенных водорослях.

В нашу задачу входило изучение устойчивости альгосинузий лесных фитоценозов к дымо-газовым выбросам предприятий Минцветмета. В качестве модельного объекта был выбран медеплавильный комбинат, расположенный в подзоне южной тайги и функционирующий свыше 150 лет. Работа проводилась как часть комплексных исследований, выполняемых совместно с Институтом экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР (Свердловск) и Институтом эволюционной морфологии и экологии животных (Москва).

Материал и методика исследований

Исследуемый район находится на восточном макросклоне Южного Урала, для которого характерно чередование низкогорий и холмистых возвышенностей с лежащими между ними долинами. В геологическом отношении район сложен в основном осадочными палеозойскими породами разного состава и степени метаморфизации. С гранитами связаны останцовые поднятия мезорельефа, тогда как зона развития более подверженных экзогенному разрушению хлоритовых и серицитовых сланцев выделяется в рельефе обширной меридионально вытянутой депрессией шириной до 2.5 км, в которой расположены медный рудник и металлургический комбинат (Тарчевский, 1964).

Регион Южного Урала давно хозяйственно освоен, поэтому первичных сосновых лесов с примесью пихты и ели здесь почти не сохранилось. Господствующий в окрестностях комбината тип биогеоценоза — березняки разнотравные вторичные в возрасте 50—70 лет (Черненькова, 1986). Исследования проводили в мезофитных вариантах этих фитоценозов, приуроченных к пологим склонам увалов на бурых горно-лесных почвах.

Данный металлургический комбинат имеет кислый тип воздействия на окружающую среду в сочетании с выбросами тяжелых металлов. В окрестностях комбината наблюдается накопление таких металлов, как медь, цинк, хром, свинец и др. Например, в верхнем слое почвы (A_1) в непосредственной близости от источника загрязнения концентрация меди составляла $250 \cdot 10^{-5}$ г/г, в 10 км севернее — $5.5 \cdot 10^{-5}$, цинка соответственно $100 \cdot 10^{-5}$ и $12 \cdot 10^{-5}$ г/г почвы (Черненькова, 1986). По степени нарушенности фитоценозов были выделены импактная (сильно нарушенная), буферная (средненарушенная), фоновая (практически ненарушенная) зоны (Черненькова, 1985; Степанов, Черненькова, 1989; Черненькова и др., 1989).

Импактная зона. Протяженность импактной зоны по радиусу в среднем равна 2—5 км. Это территория с полным или почти полным деградированием биоценозов. По степени нарушенности на ней можно выделить 3 подзоны.

1-я подзона. На ближайших к источнику выбросов склонах почти полностью отсутствует высшая растительность, почва смыта, развиваются эрозионные процессы. По высоте ближайшие горы превышают высоту заводских труб примерно в 2 раза, поэтому ближе к вершинам и в понижениях, где сохранились остатки оторфованной почвы, отмечено несколько видов растений, таких как *Chenopodium album* L., *Solanum dulcamara* L., *Verbascum thapsus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski и др. К импактной зоне мы отнесли и территорию медеплавильного комбината.

2-я подзона. Наибольшую по площади часть импактной зоны занимают березняки мертвопокровные (*Betula pendula* Roth), средний возраст деревьев — 40 лет. Отмечена суховершинность, на листьях — массовые некрозы и ожоги. Восстановление березы слабое, порослевое. Подлесок не выражен. В травяном ярусе встречаются отдельные группировки злаков *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *C. epigeios* (L.) Roth, *Poa pratensis* L. Почва обнажена, на поверхность выходят материнские породы, в депрессиях сохранилась оторфованная подстилка.

3-я подзона. Березняки мертвопокровные переходят в березняки мелкотравные. При состоянии древостоя, сходном с таковым предшествующей подзоны, здесь наблюдается разреженный покров из угнетенных видов мелкотравья: *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Fragaria vesca* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Vicia sepium* L., *Trifolium media* L. Злаки по-прежнему доминируют. Подстилка распределена по поверхности крайне неравномерно. Часть почвы обнажена, в то же время в понижениях скапливается большая масса неразложившейся подстилки.

Буферная зона. Протяженность буферной зоны по господствующему направлению ветров и против него составляют 8 и 4 км соответственно. Состояние березняков (возраст 60 лет) заметно улучшается. В древесном ярусе присутствует сосна, однако единичными экземплярами. Вертикальная структура леса приобретает черты некоторой ярусности. В подлеске встречаются рябина, ива, можжевельник, ракитник; в подросте присутствуют кроме березы сосна, ель, пихта, осина. Травяной покров сомкнут в большей степени, выделяются два подъяруса. Высота первого 5—10 см; он состоит из *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Fragaria vesca, Ajuga reptans* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Veronica chamaedrys* L. Высота второго подъяруса 10—25 см; он представлен *Rubus saxatilis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Geranium sylvaticum* L. Обильны злаки: *Calamagrostis arundinacea, Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. Подстилка распределена по поверхности более равномерно, чем в импактной зоне.

Фоновая зона. Фоновую территорию нельзя считать абсолютно чистой. Ее характеристики отражают общее для данного региона состояние природной среды в наименее нарушенных областях. В фоновой зоне в максимальной степени выражены видовой состав, продуктивность и структура растительного сообщества по сравнению с буферной и импактной зонами. На фоновых территориях встречаются сосняки брусничные, сосняки и березняки разнотравные. В последних случаях это высокопродуктивные растительные сообщества с большим видовым разнообразием. Травяной покров имеет 4-ярусное членение, общее проективное покрытие равно 80—90 %.

Для альгологического анализа образцы опада и пробы почвы с глубины 0—5 см отбирали на стационарных участках, расположенных на разном удалении от комбината на трех трансектах. Трансекты были заложены через центр выбросов в северо-западном, северо-восточном и юго-восточном направлениях — вдоль и поперек господствующего направления ветров. Для выявления качественного состава почвы из 20—25 индивидуальных почвенных проб размерами 125 см^3 (5×5×5) составляли смешанный образец. После тщательного перемешивания часть использовали для анализа флористического состава альгогруппировок, часть для приготовления почвенной вытяжки. При выявлении видового состава применяли классические почвенно-альгологические методы (Голлербах, Штина, 1969): чашечные культуры со «стеклами обрастания», водные культуры, микроскопирование свежевзятой почвы. При просмотре чашечных культур покровное стекло («стекло обрастания») снимали с поверхности почвы, помещали на предметное стекло в каплю воды и микроскопировали. На каждом стекле обрастания под микроскопом просматривали по 5 полос (трансект), 4 по краям и 1 трансекту, проходящую через центр стекла. Степень развития обнаруженных водорослей оценивали по 3-балльной шкале обилия: 1 балл — на трансекте обнаружено 1—3 экз. данного вида; 2 балла — 4—10; 3 балла — более 10 экз. После просмотра 5 трансект для каждого выявленного вида рассчитывали сумму баллов обилия на стекле обрастания. При таком подходе минимальное обилие равно 1 баллу (если водоросли определенного вида обнаружены на одной из 5 трансект и в количестве 1—3 особей), максимальное — 15 баллам (на каждой трансекте более 10 экз., что соответствует 3 баллам, всего 5 трансект). Дополнительно, параллельно с просмотром стекол обрастания, в разные сроки культивирования брали соскобы со стенок чашек Петри и микроскопировали. Обнаруженные в соскобах виды вносили в общий список с баллом обилия, равным 1. Кроме того, при наличии на почве в чашках Петри поверхностных разрастаний водорослей изучали эти разрастания под микроскопом и образующие их виды вносили в общий список с максимальным баллом обилия.

Наряду с чашечными использовали и водные культуры, поставленные на вытяжке из той же почвы, которую анализировали. Водные культуры позволяют дополнительно обнаружить водоросли, находящиеся в неактивном состоянии в виде спор, цист. В то же время в водных культурах развиваются виды, случайно занесенные с других территорий и, как правило, не вегетирующие в данном местообитании при обычных условиях. В связи с тем что водные среды — не типичная среда обитания для почвенных водорослей, здесь нарушается количественное соотношение популяций, преимущество получают гидрофильные виды. Такие культуры позволяют выявить в рассматриваемом образце наличие какого-либо вида, но не дают возможности установить, много этих особей было в исследуемой почве или мало. Поэтому обнаруженные в водных культурах виды вносили в общий список с баллом обилия 1. Просмотр начинали через 5—10 дней со дня постановки культур и продолжали в течение трех месяцев.

Для корректировки данных, полученных с помощью водных и чашечных культур, исследовали свежевзятую почву. Небольшое ее количество помещали на предметное стекло, удаляли крупные участки, мешающие микроскопированию, увлажняли и микроскопировали. Обнаруженные виды при отсутствии поверхностных разрастаний заносили в общий список с баллом обилия, равным 1. При наличии макроскопических разрастаний образовавшие их виды заносили в список с баллом обилия 15. В отдельных случаях доминирующие виды, идентификация которых вызывала затруднения, выводили в чистую (одновидовую) культуру посредством многократного пересева на питательный агар.

Использование разных методов исследования позволило более полно и точно выявить флористический состав рассматриваемых альгогруппировок, а также установить количественные соотношения популяций, входящих в их состав.

При сопоставлении степени развития почвенных водорослей в трех зонах использовали показатель коэффициента сравнительного обилия (КСО). Для этого составляли общий видовой список по выделенным зонам: импактной, буферной и фоновой с указанием обилия каждого вида. В том случае, если вид встречался неоднократно, в список вносился высший показатель обилия. Складывая баллы обилия, рассчитывали суммарное обилие альгогруппировки данной зоны. КСО вычисляли по формуле:

$$\text{КСО}=\frac{\sum\limits_{i=1}^{n} O_{ia}}{\sum\limits_{i=1}^{n} O_{ib}},$$

где O_{ia} — обилие популяции i вида первой альгогруппировки; O_{ib} — обилие популяции i вида второй альгогруппировки.

В данной работе КСО рассчитывали по отношению к альгогруппировке фоновой территории.

Результаты исследования

В районе комбината альгосинузии изучали в течение 4 лет (1984—1987). Всего на обследуемой территории выявлено 184 вида и разновидности почвенных водорослей. Из них синезеленых 22 (12 % от общего количества), зеленых — 117 (63 %), желтозеленых — 29 (16 %), диатомовых — 16 (9 %). На всех площадках, на разном удалении от источника загрязнения преобладали зеленые водоросли, на их долю приходилось от 45 до 95 % от общего числа видов. Таким образом, в целом альгосинузии данного района в флористическом отношении сохраняли основные черты альгогруппировок лесных фитоценозов.

В импактной зоне на территории комбината, которая загрязнена не только за счет выбросов, но и при транспортировке и хранении руды, топлива и т. д., обнаружено 3 вида водорослей, относящихся к разным отделам. Здесь интенсивно развивались популяции зеленой одноклеточной водоросли *Dictyochloris fragrans* Vish. и нитчатой желтозеленой *Heterothrix exilis* Pasch. В отличие от них популяция диатомовой водоросли *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun var. *capitata* O. Mull. находилась в угнетенном состоянии. Особи этого вида встречались в пробах редко и в незначительном количестве. Возможно, водоросли на территорию комбината занесены с привозной почвой, использованной для создания газонов.

На ближайших к источнику выбросов склонах, обращенных к комбинату, где почти полностью отсутствует растительность, почва смыта и интенсивно развиваются эрозионные процессы, обнаружено 8 видов зеленых водорослей с преобладанием представителей порядка *Chlamydomonadales* (5 видов). Степень развития популяций невысокая, в пробах встречались единичные особи видов. Исключение составила популяция одноклеточной зеленой водоросли *Neochloris minuta* Arce et Bold, особи которой встречались в массовом количестве.

На склонах противоположной экспозиции выявлено 6 видов зеленых водорослей и один вид желтозеленых — *Chloridella neglecta* (Pasch. et Geitl.) Pasch. Интенсивно развивались популяции зеленых одноклеточных — *Neochloris minuta, Chlorococcum hypnosporum* Starr.

Рассматриваемые альгогруппировки имеют много общего с инициальными альгогруппировками, формирующимися на промышленных отвалах. На начальных стадиях зарастания промышленных отвалов, как правило, возникают примитивные группировки почвенных водорослей, состоящие из широко распространенных эвритопных видов зеленых и желтозеленых водорослей. Так, на шламовых и золоотвалах сукцессия начинается с поселения одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей из родов *Pleurococcus, Chlorella, Chlorococcum, Pleurochloris* (Штина и др., 1978). На железорудных отвалах возрастом около одного года инициальные альгогруппировки состояли из 3 видов зеленых: *Coccomyxa solorinae, Myrmecia incisa, Stichococcus bacillaris* (Кабиров, 1989).

Число видов и форм почвенных водорослей в районе медеплавильного комбината

Зоны местообитания	Сине-зеленые	Зеленые	Желто-зеленые	Диатомовые	Всего
Импактная зона					
Территория комбината		1	1	1	3
Склоны, ближайшие к источнику загрязнения, где полностью отсутствуют высшие растения или они представлены единичными экземплярами		8			8
Березняки мертвопокровные		39	9	1	49
Березняки переходные от мертвопокровных к мелкотравным	12	20	9	2	43
Всего в импактной зоне	12	50	12	3	77
Буферная зона					
Березняки разнотравные	7	86	22	8	123
Фоновая зона					
Березняки разнотравные трехъярусные	8	54	18	7	87

Наибольшую часть выделенной импактной зоны занимают березняки мертвопокровные, альгосинузии которых имели богатый видовой состав почвенных водорослей (см. таблицу). Наряду с зелеными (их доля составляла 80 % от общего числа видов) встречались желтозеленые (18 %), и был обнаружен 1 вид диатомовых — *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cleve. Далее березняки мертвопокровные переходят в березняки мелкотравные. Здесь отмечен разреженный покров из сильно угнетенных видов мелкотравья. В альгосинузиях переходных березняков помимо зеленых, желтозеленых и диатомовых обнаружены и синезеленые водоросли.

В целом в импактной зоне выявлено 77 видов и разновидностей почвенных водорослей с существенным преобладанием зеленых. Интенсивно развивались популяции зеленых водорослей *Chlorococcum hypnosporum, Coccomyxa dispar* Schmidle, *Dictyococcus varians* Gern., *Myrmecia bisecta* Reisigl, *Neochloris aquatica* Starr, *N. minuta*; желтозеленых — *Pleurochloris magna* Boye-Pet., *Spherosorus coelastroides* Pasch.; синезеленых — *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot.

КСО импактной зоны составил 0.86, что свидетельствует о менее интенсивном количественном развитии почвенных водорослей этой зоны по сравнению с фоновой.

В буферной зоне обнаружено 123 вида и формы почвенных водорослей. По числу видов преобладали зеленые (70 % от общего количества). Особенность альгосинузий буферной зоны заключалась в интенсивном развитии популяций 2 видов диатомовых водорослей: *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. и *Nitzschia palea* Kütz., чего не наблюдалось в импактной зоне. Кроме указанных интенсивно развивались популяции *Chlamydomonas elliptica* Korsch., *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh., *Coccomyxa solorinae* Chod., *Dictyochloris fragrans, Fernandinella alpina* Chod., *Myrmecia bisecta, M. incisa* Reisigl, *Stichococcus minutissimus* Skuja, *Botryochloris simplex* Pasch., *Pleurochloris imitans* Pasch., *Polyedriella helvetica* Pasch., *P. irregularis* Pasch., *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. В буферной зоне КСО составил 1.61.

В альгосинузиях фоновой зоны, как в импактной и в буферной, по числу видов преобладали зеленые водоросли (см. таблицу). Здесь интенсивно развивались популяции следующих видов: *Chlamydomonas atactogama* Korsch., *Ch. elliptica, Ch. macroplastida* Lund, *Ch. oblongella* Lund, *Ch. sectilis* Korsch., *Fernandinella alpina, Hypnomonas schizochlamys* Korsch., *Nostoc punctiforme* f. *populorum* (Geitl.) Hollerb., *Hantzschia amphioxys*. К своеобразию фоновой зоны следует отнести преобладающее развитие видов из порядка *Chlamydomonadales*.

По отношению к комплексному аэротехногенному загрязнению, обусловленному работой медеплавильного комбината, все обнаруженные почвенные водоросли можно разделить на 4 экологические группы.

I группа — индифференты. Виды, характеризующиеся приблизительно равной степенью развития популяций во всех зонах (импактной, буферной, фоновой). В основном это зеленые, такие как *Chlamydomonas isogama* Korsch., *Ch. gloeogama* Korsch., *Myrmecia bisecta, M. incisa.*

II группа — толеранты. Виды, у которых максимум развития популяций наблюдается в местообитаниях с сильным загрязнением (территория комбината, импактная зона). К данной группе отнесены одноклеточные зеленые: *Chlorococcum hypnosporum, Coccomyxa dispar, Dictyococcus varians, Neochloris aquatica, N. minuta*, некоторые желтозеленые водоросли: *Pleurochloris magna, Sphaerosorus coelastroides* и азотфиксирующая синезеленая водоросль *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot f. *punctiforme.*

III группа — чувствительные. Виды, избегающие загрязненные местообитания. Они отсутствовали в импактной зоне и достигали максимума развития в фоновой зоне. В флористическом отношении эта группа более разнообразна, чем две предыдущие. Сюда можно отнести следующие виды: *Chlamydomonas atactogama, Ch. elliptica, Ch. macroplastida, Ch. oblongella, Coccomyxa solorinae, Fernandinella alpina, Hypnomonas schizochlamys, Nostoc punctiforme* f. *populorum, Hantzschia amphioxys, Pinnularia intermedia.*

IV группа — переходная. Сюда отнесены те виды, у которых не удалось выявить четкой реакции на загрязнение.

Обсуждение результатов

Максимальное видовое разнообразие почвенных водорослей выявлено в буферной зоне. С одной стороны, в этой зоне загрязнение среды привело к нарушению растительного покрова, ослаблению и изреживанию древесного полога, что благоприятствовало развитию водорослей. Такое явление отмечалось неоднократно. Например, активизацию развития почвенных водорослей с удалением древесного полога наблюдали Т. И. Алексахина и Э. А. Штина (1984). На вырубках первого года по сравнению с лесом количество водорослей возрастало в 3.7—9.7 раза. Увеличивалось видовое разнообразие, усиливалось развитие синезеленых, диатомовых и нитчатых желтозеленых водорослей. С другой стороны, степень загрязнения в буферной зоне не достигала значений, препятствующих вегетации почвенных водорослей, в том числе и синезеленых.

При приближении к источнику загрязнения наблюдалась тенденция возрастания относительной доли зеленых водорослей и снижения доли диатомовых и желтозеленых. Своеобразной была реакция синезеленых водорослей. С приближением к центру загрязнения их относительная доля возрастала и достигала максимума в альгосинузиях мертвопокровных березняков в импактной зоне. При дальнейшем продвижении к источнику выбросов синезеленые выпадали из сообщества. В литературе имеются сведения о высокой чувствительности синезеленых водорослей к загрязнению природной среды, обусловленному работой предприятий Минцветмета. Так, например, в зонах воздействия комбината «Североникель» (Кольский п-ов) и Норильского горно-металлургического комбината синезеленые водоросли, обычные для тундр, не обнаруживались или обнаруживались в почве на глубине 6—15 см (Штина, 1986а). В отличие от синезеленых, зеленые водоросли характеризовались высокой резистентностью к этому виду загрязнения. На Урале (средняя тайга) и в Предуралье (степная зона) Штина с соавторами (1984) исследовали сообщества почвенных водорослей в зоне действия медеплавильных предприятий. На территории заводов во всех случаях водоросли отсутствовали. По мере удаления от источника загрязнения отмечено присутствие водорослей, затем возрастание их видового разнообразия и численности. В лесных фитоценозах (средняя тайга) в направлении господствующих ветров на расстоянии 5—6 км в почве обнаруживались 2—5 видов водорослей в пробе. Желтозеленые появлялись только на расстоянии 8—10 км, несколько раньше (на расстоянии 4—6 км) спорадически выявлялись диатомовые. В степной зоне синезеленые обнаруживались в одном безветренном направлении на расстоянии 6—8 км от источника загрязнения. В этой зоне влияние промышленных выбросов на почвенные водоросли проявилось значительно сильнее и нагляднее, чем в зоне средней тайги. Дымо-газовые выбросы медно-серного завода разрушали альгогруппировки степных почв, где доминировали синезеленые водоросли. В зависимости от розы ветров зеленые водоросли обнаруживались на расстоянии 0.5—2 км от источника загрязнения, диатомовые — в 1.5—5, желтозеленые — в 5—15 км. Синезеленые в направлении господствующих ветров не обнаруживались, в других направлениях встречались несколько их видов и в небольшом обилии. В то же время на контрольном участке существовала типичная степная альгогруппировка с преобладанием синезеленых водорослей. По мнению авторов, причиной угнетения синезеленых водорослей является резкое подкисление верхних слоев почвы за счет выбросов оксидов серы, кроме того, авторы не исключают токсического действия на альгогруппировки тяжелых металлов (Штина и др., 1984).

Ингибирующее воздействие аэротехногенного загрязнения на почвенные водоросли изучалось в условиях Крайнего Севера (Евдокимова, Штина, 1981; Евдокимова и др., 1988). Натурные исследования показали, что через 4 года пребывания почвы в условиях загрязнения на промплощадке металлургического предприятия из 22 видов водорослей, первоначально обнаруженных, оставалось всего 10 видов, в 5 км от комбината — 13, в 15 км — 15 видов. Чувствительными к загрязнению оказались желтозеленые и синезеленые.

Присутствие в среде тяжелых металлов, помимо подавления роста, обнаруживалось и в изменениях окраски синезеленых водорослей на светло-желтую, полном обесцвечивании зеленых, изменении морфологии клеток, интенсивном развитии слизи у зеленых и синезеленых. При высоких дозах металлов у синезеленых наблюдалось появление газовых вакуолей (Кабиров, 1987; Евдокимова и др., 1988). В литературе есть данные о защитной роли слизи для почвенных водорослей. Так, И. М. Величко с соавторами (1985) отмечают зависимость чувствительности хлорококковых водорослей к меди от наличия органических веществ, способных к комплексообразованию. Защитный эффект слизистых чехлов объясняется тем, что в них значительная часть меди связывается альгинатами (Sorentino, 1985).

Заселяя техногенные ландшафты, почвенные водоросли сталкиваются с комплексом специфических экологических факторов. Среди порождаемых техногенезом условий существования вида Ю. З. Кулагин (1985) выделяет: экологически новые химические соединения и физические факторы, необычные сочетания обычных природных факторов с чрезмерным усилием одного из них. В зависимости от степени экологической необычности техногенных факторов растения могут приспосабливаться к ним двумя путями (Кулагин, 1980). За счет модификации особей и флуктуирующих перестроек возрастного и биотического состава популяций или благодаря преадаптации. Преадаптация — возникновение у растений признаков, которые не имеют первичного значения приспособлений, но в измененных условиях существования могут стать полезными (Словарь. . ., 1984).

Поселяясь на техногенных субстратах (золоотвалах ТЭЦ, хвостохранилищах, отвалах, сложенных токсическими соединениями, и т. д.), в местообитаниях, загрязненных в процессе промышленного производства, почвенные водоросли во многих случаях вынуждены стать на преадаптивный путь. Преадаптивный путь означает «первый шаг» (Кулагин, 1980) вида в новую среду (поселение и выживание в столь необычных условиях, где эвриадаптации становятся бессильными). Одноактный характер вхождения вида в новую среду означает внеотборную форму его приспособления к новым условиям. В связи с этим организм должен обладать структурой, «которая в результате положительного отбора в некой среде и для некой функции достигла такого состояния, что стала способна выполнять новую функцию, применительно к которой она не подвергалась отбору» (Солбриг, Солбриг, 1982: 326). Такие структуры получили название преадаптированных. По определению Э. Майра (1968: 469), «структура называется преадаптированной, если она способна взять на себя новую функцию без ущерба для первоначальной». Следовательно, она способна обеспечить переход организма в новые условия среды.

У почвенных водорослей в качестве примеров преадаптаций, т. е. структур, специализированных естественным отбором к выполнению основной, вполне конкретной, функции, но без ущерба для нее берущей новую функцию, можно указать на образование клетками слизистых чехлов, оберток, капсул. М. М. Голлербах и Э. А. Штина (1969) отмечают, что обильное образование слизи является важным приспособлением к защите от засухи. Слизистые чехлы, капсулы, обертки состоят из гидрофильных коллоидных полисахаридов и способны быстро поглощать и удерживать большое количество воды. В условиях сильного загрязнения токсическими веществами слизистые образования начинают выполнять новую, дополнительную к главной функцию. Они препятствуют проникновению в клетку токсикантов. Например, у хламидомонад, сохранившихся в почве с высокой концентрацией тяжелых металлов, обнаружено образование обильной слизи (Евдокимова и др., 1988). Сходное явление наблюдалось у нитчатой водоросли *Hormidium*, у которой толщина слизистого чехла была пропорциональна концентрации меди в среде (Sorentino, 1985).

Вегетируя в местообитаниях, в различной степени подверженных техногенному воздействию, почвенные водоросли реализуют определенную «жизненную стратегию» (Миркин, 1985). Под жизненной стратегией понимается способность популяции противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объемы гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушения.

По мнению Штиной (Штина, Голлербах, 1976), почвенные водоросли следует отнести к эксплерентам (*r*-стратегам, по: Пианка, 1981), которые обладают низкой конкурентной мощностью и высокой энергией размножения, способны быстро захватывать свободные пространства. Они предпочитают нестабильные местообитания, связаны с пионерными стадиями и не играют существенной роли в зрелых сообществах. В дальнейшем, уточняя типы стратегий жизни почвенных водорослей, Штина (1986б) предложила выделять среди водорослей два ценобиотических типа — эксплеренты и патиенты (в понимании Раменского, 1938). Например, на пашне в некоторых случаях наблюдается «цветение» почвы, вызванное вспышкой развития водорослей-эксплерентов, к которым относятся быстро размножающиеся одноклеточные и нитчатые зеленые и некоторые синезеленые водоросли. При уменьшении в почве азота характер «цветения» меняется. Оно возникает за счет преимущественного развития азотфиксирующих синезеленых водорослей (виды родов *Cylindrospermum, Anabaena, Nostoc*), которые не способны конкурировать с азотолюбивыми водорослями и высшими растениями и развиваются лишь на лишенных или обедненных азотом субстратах. Эти виды могут быть охарактеризованы как патиенты. Г. Г. Кузяхметов (1987) отмечает, что в процессе эволюции у водорослей происходит образование сложных морфологических структур, замена примитивных физиолого-биохимических механизмов *r*-стратегов на более совершенные, т. е. появляются признаки *K*-стратегии. К ним следует отнести слизистые чехлы, кожистые образования, функциональные механизмы перехода от одного типа питания к другому.

К K-стратегам, или патиентам («выносливцам»), предложено относить водоросли-пленкообразователи (виды родов *Nostoc, Microcoleus*). Некоторые виды, в частности доминанты альгоценозов, обладают признаками виолентности (по Раменскому, 1938) и характеризуются способностью к энергичному захвату пространства, более полному использованию ресурсов, мощной конкурентоспособностью.

Около комбината, в импактной зоне, в условиях сильного загрязнения, в местообитаниях, где отсутствовали высшие растения, почва была смыта, развивались водоросли, которые, по классификации Б. М. Миркина (1985), можно охарактеризовать как S_L-стратегов (патиенты экотопические, переживающие абиотический стресс в условиях физического экстремума). Данная группа состояла из нескольких видов хламидомонад (*Chlamydomonas atactogama, Ch. elliptica, Ch. gloeogama, Ch. minima* Korsch.) и зеленых одноклеточных (*Coccomyxa solorinae, Myrmecia bisecta, Neochloris minuta*).

Большая часть выявленных водорослей проявляла свойства S_K-стратегов (патиентов фитоценотических), переживающих стресс под влиянием виолентов. В качестве виолентов в этом случае выступали высшие растения. Виды, реализующие S_K-стратегию, заселяли пятна мхов, группировки травянистых растений, опад, почву под опадом.

В исследованных альгогруппировках постоянно присутствовали виды с R_L-стратегией (ложные эксплеренты). Они находятся в покоящемся состоянии, выявляются в основном с помощью водных культур и способны быстро увеличивать численность в благоприятных для их развития условиях. К ним мы относим прежде всего такие виды, которые обнаруживались только в водных культурах и не развивались в чашечных. Это *Chlamydomonas brevicauda, Ch. kuteinicovii* Korsch., *Ch. parietaria* Dill, *Coelastrum microporum* Näg., *Chlorhormidium fraccidum* var. *montanum* Heering, *Ch. pseudostichococcus* (Heering) Fott и ряд других зеленых; из желтозеленых — *Monollantus gracillis* Pasch., *Nephrodiella phaseolus* Pasch., *Polyedriella aculeata* Pasch.; из синезеленых — *Cylindrospermum michailovskoënse* Elenk., *Lyngbya aerugineo-coerulea* f. *minor* (Woronich.) Elenk., *Nostoc commune* Vauch., *N. microscopicum* Garm., *Oscillatoria rupicola* Hansg. и другие; из диатомовых — *Amphora ovalis* Kütz.

Проведенное деление довольно условно, так как стратегия каждого вида индивидуальна и меняется в зависимости от экологических условий (Работнов, 1983).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с. — *Бусыгина Е. А.* Развитие почвенных водорослей на мелиорированных выработанных торфяниках в зависимости от их водного режима: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1976. 19 с. — *Величко И. М., Бескаравайная В. Д., Линник П. Н., Калиниченко К. П.* Чувствительность одноклеточных водорослей к тяжелым металлам // Гидробиол. журн. М., 1985. 18 с. Деп. в ВИНИТИ 14.03.85, № 1839-85. — *Гаель А. Г., Штина Э. А., Петрова Н. И.* О Минусинских борах и распределении в них почвенных водорослей // Биол. науки. 1980. № 3. С. 86—95. — *Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с. — *Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П., Штина Э. А.* Исследование влияния тяжелых металлов на почвенные водоросли в связи с проблемой биомониторинга // Антропогенное воздействие на экосистемы Кольского севера. Апатиты: Изд-во Кол. фил. АН СССР. 1988. С. 42—51. — *Евдокимова Г. А., Штина Э. А.* Влияние выбросов металлургических заводов на почвенную альгофлору и микрофлору (на примере Кольского полуострова) // Тез. докл. IX Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1981. С. 59. — *Кабиров Р. Р.* Влияние сульфатов меди и цинка на почвенные синезеленые водоросли // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23—25 сентября 1987 г.). Киев.: Наук. думка, 1987. С. 164. — *Кабиров Р. Р.* Почвенные водоросли железорудных отвалов Южного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 2. С. 208—216. — *Кузяхметов Г. Г.* О стратегиях жизни почвенных водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23—25 сентября 1987 г.). Киев: Наук. думка, 1987. С. 167. — *Кулагин Ю. З.* Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. М.: Наука, 1980. 116 с. — *Кулагин Ю. З.* Индустриальная дендроэкология и прогнозирование. М.: Наука,

1985. 118 с. — *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с. — *Маркова Г. И.* Биомасса водорослей в некоторых типах растительности ущелья реки Варзоб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1976. 24 с. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозиздат, 1938. 620 с. — *Словарь* ботанических терминов. Киев: Наук. думка, 1984. 308 с. — *Солбриг О., Солбриг Д.* Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. — *Степанов А. М., Черненькова Т. В.* Исследование лесных биоценозов в окрестностях медеплавильного комбината // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1989. № 3. С. 356—363. — *Тарчевский В. В.* Влияние дымо-газовых выделений промышленных предприятий Урала на растительность // Растения и промышленная среда. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1964. С. 5—71. — *Чаплыгина О. Я.* Закономерности развития почвенных водорослей в хвойных и лиственных лесах Подмосковья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с. — *Черненькова Т. В.* Влияние промышленных выбросов металлургических комбинатов на лесные фитоценозы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1985. 17 с. — *Черненькова Т. В.* Методика комплексной оценки состояния лесных биогеоценозов в зоне влияния промышленных предприятий // Пограничные проблемы экологии. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1986. С. 116—127. — *Черненькова Т. В., Степанов А. М., Гордеева М. М.* Изменение организации лесных фитоценозов в условиях техногенеза // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 3. С. 388—394. — *Штина Э. А.* Влияние загрязнения воздуха на почвенные водоросли // Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера», Якутск, 1986а. Вып. 2. С. 91—92. — *Штина Э. А.* Почвенные водоросли в сингенезе растительности // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. (11—13 ноября 1986 г.). М., 1986б. Т. 1. С. 35—36. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с. — *Штина Э. А., Неганова Л. Б., Шушуева М. Г., Ланина Р. И.* Задачи и методы изучения водорослей, развивающихся на промышленных отвалах // Программа и методика изучения техногенных биогеоценозов. М.: Наука, 1978. С. 73—88. — *Штина Э. А., Шилова И. И., Неганова Л. Б.* Влияние дымо-газовой эмиссии на развитие водорослей в почве // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 5. С. 580—584. — *Sorentino C.* Copper resistance in *Hormidium fluitans* (Yey) Heering // Phycologia. 1985. Vol. 24, N 3. P. 366—368.

Башкирский государственный
педагогический институт,
Уфа.

Получено 16 VI 1989.

УДК 581.55 (571.121)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

Н. В. Пешкова

МОЗАИКА СОСТОЯНИЙ РАЗНОТРАВНО-ВЕЙНИКОВЫХ ЛУГОВ ПОЙМЫ РЕКИ ХАДЫТЫ (ЮЖНЫЙ ЯМАЛ)

N. V. PESHKOVA. THE MOSAIC OF STATES OF HERB-REEDGRASS MEADOWS OF THE KHADYTY RIVER FLOOD-PLAIN (THE SOUTHERN YAMAL)

В рамках концепции фитоценотического континуума развиваются представления о существовании сообщества в виде мозаики его состояний.

В 1843 г., задолго до того, как в фитоценологии была разработана концепция континуума растительного покрова, известный математик и философ A. Cournot с уверенностью писал, что «в естественных явлениях непрерывность — правило, а скачки или прерывность — исключение» (цит. по: Курно, 1970 : 53). Концепция фитоценотического континуума позволяет рассматривать растительный покров «как непрерывную мозаику популяционных распределений, связанную условиями среды» (Миркин, Розенберг, 1983 : 49).

Как известно, даже физиономически гомогенное сообщество занимает совокупность различных микроэкотопов, что обусловливает относительную неоднородность его структуры (Amarasinghe, Pemadasa, 1982). Кроме того, сама динамика структуры сообщества приводит к возникновению гетерогенности экотопа (White, 1979). Структура травостоев варьирует в основном по градиентам влажности и богатства почвы (Redmann, 1975; Werger et al., 1986). Именно неоднородностью почвенного покрова объясняют мозаичность луговых сообществ (Степанова, 1985; Belsky, 1986). Но, по-видимому, при этом имеют в виду лишь различимые даже при грубой визуальной оценке элементы экотопически обусловленной мозаики. В действительности же «мозаичность — горизонтальная неоднородность фитоценоза, порожденная биологическими, экотопическими, фитоценотическими и случайными эффектами» (Миркин, Розенберг, 1983 : 78), а гетерогенность растительного покрова далеко не всегда выявляется при глазомерной или поверхностной количественной оценке (Kershaw, 1959). Перечисленные выше факторы формирования мозаичности действуют одновременно и повсеместно — ведь растения реагируют на среду как на единое целое (Шенников, 1950; Ацци, 1959), а все входящие в состав фитоценоза виды конкурируют за весь комплекс ресурсов среды (Куркин, 1984).

Подход к исследованию структуры и продуктивности разнотравно-злаковых сообществ, основанный на некоторых положениях классической статистики (Ястремский, 1961; Курно, 1970) и теории состояний сложной системы (Закономерности. . ., 1980), позволил выделить и охарактеризовать элементы мозаики состояний, представленные на любом участке одновременно (Пешкова, 1987). Это состояния экотопического пессимума сообщества (ЭПС), экотопического оптимума сообщества (ЭОС), ценотического оптимума злаков (ЦОЗ) и ценотического оптимума разнотравья (ЦОР).

«Принципиальная схема» разнотравно-злакового сообщества включает всего два блока — «злаки» и «разнотравье». «Спектр меры состояния» (Закономерности. . ., 1980) составляют оценки величины продукции злаков и разнотравья (у растений с ежегодно обновляющейся надземной частью это будет максимальный сезонный запас надземной биомассы), соотнесенные с $\bar{x}$ соответствующих рядов. Теория статистики (Ястремский, 1961) четко связывает знак отклонения варианты от $\bar{x}$ с благоприятными или неблагоприятными воздействиями на признак. При анализе двух совмещенных рядов однонаправленность отклонений от $\bar{x}$ может рассматриваться как выражение тождественности реакции обоих признаков на комплекс факторов. В этом случае разнонаправленность отклонений — показатель противоположности реакции признаков на комплекс тех же факторов. Для растительного сообщества таким комплексом факторов является среда. Рассматривая экологические условия в их фитоценологическом значении (Шенников, 1934) и основываясь на методологии непрямого градиентного анализа, в качестве комплексного градиента целесообразно использовать емкость экотопа. К сожалению, столь широко распространенный термин не имеет четкого определения: можно найти лишь указания на то, что емкость экотопа оценивают по максимальной плотности популяции (Англо-русский. . ., 1963; Silvertown, 1982). Такой подход ограничивает область применения понятия либо чистыми зарослями, либо отдельными компонентами сообществ более сложной структуры. Между тем универсальная функциональная характеристика любого сообщества, независимо от его состава и структуры, — уровень продуктивности. Подход к оценке емкости экотопа по уровню продуктивности намечался еще Л. Г. Раменским, согласно представлениям которого «экотоп — площадь, характеризуемая. . . способностью давать определенные сочетания экологических режимов в условиях покрытия различной растительностью. . . Экологические режимы определяют продуктивность угодья» (Раменский, 1934 : 70). Именно величина годичного прироста отражает «качество» экотопа, т. е. «бедный» он или «богатый». Как «в природе нет дискретных типов экотопов» (Миркин, Розенберг, 1978 : 58), так и представленный на любом участке набор микроэкотопов образует континуум по емкости. Поэтому и микроучастки сообщества, являющиеся фрагментами мозаики его состояний, составляют непрерывный ряд варьирования уровней продуктивности, вносящих определенный вклад в итоговую для участка величину продукции. Все состояния мы рассматриваем как элементы интраценотической мозаики, разделяя взгляды А. А. Корчагина (1976). Характеристики состояний могут показывать довольно высокое варьирование, поскольку существует «множество возможных значений какого-либо состояния» (Закономерности. . ., 1980 : 33): при нижней границе $x_{\min}$ (для $x_i \leqslant \bar{x}$) и $\bar{x}$ (для $x_i > \bar{x}$) спектр меры состояния образует все варианты левой или правой части совмещенных вариационных рядов.

Приведем пример анализа мозаики состояний на конкретном материале. Это серия из 25 участков разнотравно-вейниковых луговых сообществ, обследованных нами в пойме р. Хадыты на Южном Ямале (ямало-гыданско-западнотаймырская подпровинция субарктических тундр — Александрова, 1977). Вейниковые и разнотравно-вейниковые сообщества, широко распространенные в пойме р. Хадыты и по берегам стариц, представлены контурами различной конфигурации и площади. Для участков разных размеров были использованы и разные методы учета: на достаточно крупных (сотни и десятки квадратных метров) участках закладывали линейные трансекты со случайным отбором образцов на них (дистанционные площадки); небольшие (несколько квадратных метров) участки обследовали методом «непрерывных площадок» (Грейг-Смит, 1967). Все растущие на площадках (укорененные на них) растения срезали на уровне поверхности почвы, в свежем виде разбирали по видам или группам видов; взвешивание образцов выполняли при воздушно-сухом состоянии биомассы. Обсуждаемые ниже материалы — результат выборочного (1984 г.) и сплошного (1987 г.) учета. Величина учетной площадки — 0.1 м^2, форма ее круглая при выборочном и квадратная при сплошном учете. Общее число учетных площадок 1022 при их числе на отдельных участках от 30 до 60.

Ввиду флористической бедности (чуть больше или чуть меньше 10 видов) и четкого доминирования 2 (реже 3) видов названия сообществам даны в соответствии с принципами доминантной классификации. В таблицах участки обозначены шифрами. При этом использованы следующие сокращения названий доминантов: В — вейник Лангсдорфа *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii* (Link.) Tzvel.; Вр — вероника *Veronica septentrionalis* Boriss.; Кпр — кипрей *Chamerion angustifolium* (L.) Scop.; П — подмаренник *Galium boreale* L.; Сн — синюха *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult.; Чм — чемерица *Veratrum lobelianum* Bernh.; ЧТ — чихотная трава *Ptarmica* sp. ЧмВЛ расшифровывается как чемерицево-вейниковый луг и т. п. Цифровые индексы помимо номера участка указывают год проведения учетов: римским цифрам соответствует 1984 г., арабским в скобках — 1987 г.

ТАБЛИЦА 1

Распределение числа площадок по разным состояниям сообщества

Шифр участка	Число площадок				χ^2	Шифр участка	Число площадок				χ^2
	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР			ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР	
ВрВЛ (1)	11	5	15	11	4.85	КпрВЛ (3)	12	5	11	8	3.33
ВрВЛ (2)	8	7	8	7	0.12	ПВЛ-I	16	5	12	12	5.57
ВрВЛ (3)	13	10	9	10	0.85	ПВЛ-II	13	7	16	14	3.60
ВрПВЛ (1)	13	6	12	14	3.22	ПВЛ (1)	21	16	11	12	4.14
ВрЧТВЛ (1)	12	8	11	11	0.85	ПВЛ (2)	13	7	7	9	2.66
ВрЧТВЛ (2)	15	6	9	10	4.11	ПВЛ (3)	14	9	8	11	2.00
ВрЧТВЛ (3)	9	2	9	12	6.74	СнВЛ (1)	12	5	10	9	2.89
ВрЧТВЛ (4)	14	6	14	14	3.99	ЧмВЛ-I	17	8	13	12	3.28
ВрЧТВЛ (5)	7	9	8	12	1.55	ЧТВЛ-I	7	6	9	8	0.66
КпрВЛ-I	14	6	7	13	5.00	ЧТВЛ-II	15	7	16	12	3.92
КпрВЛ-II	14	7	18	11	5.20	ЧТВЛ-III	6	3	11	10	5.46
КпрВЛ (1)	12	8	16	12	2.66	ЧТВЛ-IV	10	4	8	8	2.52
КпрВЛ (2)	10	4	9	9	2.74						

ТАБЛИЦА 2

Уровни продуктивности и соотношение надземной биомассы (НБ) компонентов (по состояниям сообщества)

Шифр участка	НБ, г/0.1 м^2				Соотношение НБВ/НБР			
	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР
ВрВЛ (1)	5.9	16.6	12.9	9.8	2.8	1.4	6.5	0.7
ВрВЛ (2)	9.7	25.1	18.6	16.2	2.4	1.1	4.2	0.7
ВрВЛ (3)	10.2	24.0	20.0	17.6	1.6	1.3	4.6	0.8
ВрПВЛ (1)	29.0	54.8	50.7	32.6	11.0	5.6	25.1	3.1
ВрЧТВЛ (1)	18.9	37.5	29.3	23.0	3.1	3.2	5.7	1.7
ВрЧТВЛ (2)	23.6	37.7	40.7	27.8	3.2	3.3	7.6	1.5
ВрЧТВЛ (3)	13.6	25.6	18.6	23.0	0.8	0.8	1.5	0.4
ВрЧТВЛ (4)	20.3	48.0	35.6	26.7	2.4	2.3	5.4	0.8
ВрЧТВЛ (5)	19.2	33.3	26.0	24.6	2.1	1.8	4.2	0.9
КпрВЛ-I	57.0	106.4	98.2	68.2	3.6	2.6	6.6	1.6
КпрВЛ-II	57.6	101.7	85.8	72.5	3.5	2.5	6.0	1.1
КпрВЛ (1)	21.5	40.7	36.9	27.8	16.4	3.7	21.2	2.5
КпрВЛ (2)	16.0	28.5	25.1	19.0	1.3	1.0	3.3	0.7
КпрВЛ (3)	27.2	91.0	58.4	38.2	14.9	9.5	46.2	3.0
ПВЛ-I	19.4	48.9	31.0	27.6	2.3	2.5	4.1	1.1
ПВЛ-II	31.2	56.7	54.9	36.4	4.0	3.9	7.9	1.8
ПВЛ (1)	17.6	31.6	28.3	23.8	1.8	1.9	4.2	1.1
ПВЛ (2)	17.1	27.4	24.2	19.2	4.9	3.7	9.0	2.1
ПВЛ (3)	16.0	39.1	34.4	28.6	2.1	1.9	5.7	0.8
СнВЛ (1)	21.7	41.4	36.7	26.9	9.0	7.6	16.5	2.9
ЧмВЛ-I	15.7	30.8	24.8	20.7	2.7	2.2	5.9	0.9
ЧТВЛ-I	26.2	46,6	41.3	28.3	3.2	2.8	6.6	2.2
ЧТВЛ-II	55.9	99.3	87.3	78.8	2.6	1.8	6.1	1.1
ЧТВЛ-III	49.3	77.5	79.6	57.4	4.1	3.3	6.3	1.7
ЧТВЛ-IV	40.1	62.3	66.6	56.8	1.9	2.1	5.8	1.5

На 15 участках была выявлена относительная равночастотность числа площадок, представляющих разные состояния сообщества. На 9 участках она была нарушена за счет заниженного (против требуемого гипотезой о равночастотности) числа площадок ЭОС, а на участке ПВЛ (1) — за счет завышенного числа площадок ЭПС (табл. 1). Поскольку выделение состояний осуществляется по схеме корреляционной решетки 2×2, для χ^2 принимаем $df=1$ и критическое значение 3.84 при $p=0.05$ (Рокицкий, 1967). Даже при минимальном ($n=30$) объеме выборки теоретическая частота классов в соответствии с гипотезой о равночастотности больше 5, что снимает ограничения в использовании критерия χ^2. Соответствие ситуации на участке нулевой гипотезе (территориальная уравновешенность элементов мозаики состояний сообщества) мы рассматриваем как один из показателей хорошей «подгонки» плотности фитоценоза (понятие введено К. А. Куркиным, 1984) и его структуры к занимаемому им экотопу. Характер распределения фактических частот в случае принятия альтернативной гипотезы позволяет установить причину отклонения от условия равночастотности.

Общая величина надземной биомассы (НБ), как и соотношение надземной биомассы вейника (НБВ) и разнотравья (НБР), заметно изменяется по состояниям сообщества на всех участках (табл. 2). Неодинаковы и соответствующие разным состояниям сообществ средние ценопопуляционные характеристики доминанта — вейника Лангсдорфа (табл. 3). Хотя в табл. 2 и 3 представлены не те признаки, по которым выделяются состояния сообщества (а они выделяются по НБВ и НБР), но и по их средним значениям можно сделать предварительный вывод о разнородности рассматриваемых совокупностей.

Состояния сообществ можно охарактеризовать следующими условными формулами («—» означает отрицательные, «+» — положительные отклонения

ТАБЛИЦА 3

Средние ценопопуляционные характеристики вейника Лангсдорфа, соответствующие разным состояниям сообществ

Шифр участка	Число побегов на 0.1 м^2				Масса 10 побегов, г			
	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР
ВрВЛ (1)	43.2	63.2	77.9	32.7	1.0	1.5	1.4	1.2
ВрВЛ (2)	67.8	74.1	100.5	58.3	1.0	1.8	1.5	1.2
ВрВЛ (3)	40.6	71.7	83.9	34.0	1.5	1.9	2.0	2.3
ВрПВЛ (1)	114.2	141.8	157.2	135.1	2.3	3.3	3.1	1.8
ВрЧТВЛ (1)	74.7	133.6	108.1	71.1	1.9	2.1	2.3	2.0
ВрЧТВЛ (2)	99.7	125.0	144.2	79.6	1.8	2.3	2.5	2.1
ВрЧТВЛ (3)	67.3	97.5	100.3	73.6	0.9	1.2	1.1	0.8
ВрЧТВЛ (4)	57.8	95.2	94.6	48.8	2.5	3.5	3.2	2.4
ВрЧТВЛ (5)	72.4	89.3	107.2	56.4	1.2	2.4	2.0	2.0
КпрВЛ-I	62.9	75.2	84.6	59.5	7.1	10.3	10.1	7.0
КпрВЛ-II	77.8	98.4	102.9	67.6	5.8	7.4	7.1	5.6
КпрВЛ (1)	65.2	94.4	100.1	71.2	3.1	3.4	3.5	2.8
КпрВЛ (2)	38.4	54.2	66.9	35.4	2.4	2.6	2.9	2.1
КпрВЛ (3)	42.2	99.0	78.8	53.0	6.0	8.3	7.2	5.4
ПВЛ-I	71.8	93.8	97.8	61.3	1.9	3.0	2.6	2.3
ПВЛ-II	80.2	125.0	140.7	84.1	3.1	3.4	3.5	2.8
ПВЛ (1)	77.1	99.6	109.4	85.8	1.4	2.1	2.2	1.5
ПВЛ (2)	124.3	133.4	148.7	134.8	1.1	1.6	1.5	1.0
ПВЛ (3)	62.7	108.7	120.8	65.6	1.7	2.4	2.4	1.9
СнВЛ (1)	93.5	145.8	165.0	107.0	2.1	2.5	2.1	1.9
ЧмВЛ-I	43.8	64.8	82.4	40.0	2.6	3.3	2.6	2.5
ЧТВЛ-I	111.6	137.2	135.1	111.5	1.8	2.5	2.6	1.7
ЧТВЛ-II	106.3	140.3	153.3	94.9	3.8	4.6	4.9	4.3
ЧТВЛ-III	102.5	108.0	148.2	90.9	3.9	5.5	4.6	4.0
ЧТВЛ-IV	65.1	90.2	110.8	80.6	4.0	4.7	5.1	4.2

от $\bar{x}$): НБВ—НБР—(ЭПС); НБВ+НБР+(ЭОС); НБВ+НБР—(ЦОЗ); НБВ—НБР+(ЦОР). Варианты левой части ряда НБВ рассредоточены по состояниям ЭПС и ЦОР, правой — ЭОС и ЦОЗ. На именно такую попарную сближенность состояний указывают средние значения плотности стеблестоя (ПСВ) и мощности побегов (МПВ) вейника (табл. 3). Но чтобы сделать строго сопоставимыми значения признаков, имеющих неодинаковую размерность, следует представить их не в абсолютных, а в относительных величинах. Преобразованные данные (проценты от $\bar{x}$ соответствующих рядов) обретут единую размерность и будут пригодны для статистической обработки.

Для серии из 25 участков рассчитаны средние относительные значения 5 признаков, соответствующие разным состояниям сообществ (табл. 4).

По всем анализируемым показателям с высокой степенью достоверности различимы лишь пары состояний ЭПС—ЭОС и ЦОЗ—ЦОР; все возможные

ТАБЛИЦА 4

Средние относительные значения (%) ценопопуляционных характеристик вейника Лангсдорфа и продукционных характеристик сообществ

Показатели	Состояния сообществ			
	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР
ПСВ	83.0±1.5	116.4±2.7	128.5±2.2	80.6±2.2
МПВ	85.7±1.9	114.9±2.1	110.0±1.6	88.4±1.9
НБВ	72.1±1.4	134.2±3.4	140.8±2.1	70.9±1.5
НБР	63.0±2.7	150.4±5.1	58.0±2.1	154.5±4.6
НБ	69.9±1.4	137.8±3.8	117.4±1.7	93.1±1.8

ТАБЛИЦА 5

Уровни значимости различий (p) между состояниями сообществ

Сравниваемые пары состояний	Показатели				
	ПСВ	МПВ	НБВ	НБР	НБ
ЭПС—ЭОС	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
ЭПС—ЦОЗ	0.001	0.001	0.001	—	0.001
ЭПС—ЦОР	—	—	—	0.001	0.001
ЭОС—ЦОЗ	0.005	—	—	0.001	0.001
ЭОС—ЦОР	0.001	0.001	0.001	—	0.001
ЦОЗ—ЦОР	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001

попарные сравнения состояний выявили различия по единственной характеристике — общему уровню продуктивности (табл. 5). Как и следовало ожидать, статистически неразличимы по средним относительным значениям НБР состояния ЭПС—ЦОЗ и ЭОС—ЦОР, по НБВ — состояния ЭПС—ЦОР и ЭОС—ЦОЗ. Можно видеть, что сближение состояний по относительной величине НБВ обусловлено отсутствием достоверных различий по обоим показателям, определяющим НБВ (т. е. ПСВ и МПВ), или только по одному из них (в данном случае МПВ — ср. табл. 4 и 5).

Чтобы выяснить, согласованы ли относительные значения разных признаков в том или ином состоянии сообщества, мы провели еще одну серию сравнений (табл. 6). Табл. 6 показывает, что две пары признаков (ПСВ—МПВ, НБВ—НБ) в состояниях ЭПС и ЭОС, в отличие от состояний ЦОЗ и ЦОР, в своих относительных значениях согласованы. Относя это за счет тождественности реакции данных признаков на среду при отсутствии «возмущающих» факторов и, наоборот, усматривая наличие таких факторов в состояниях ЦОЗ и ЦОР, вернемся к оценке уровня продуктивности сообщества как индикатора емкости экотопа.

ТАБЛИЦА 6

Уровни значимости различий (p) между средними относительными значениями признаков

Сравниваемые показатели	Состояния сообществ			
	ЭПС	ЭОС	ЦОЗ	ЦОР
ПСВ—МПВ	—	—	0.001	0.02
ПСВ—НБВ	0.001	0.001	0.001	0.001
ПСВ—НБ	0.001	0.001	0.001	0.001
МПВ—НБВ	0.001	0.001	0.001	0.001
МПВ—НБ	0.001	0.001	0.005	—
НБВ—НБР	0.01	0.02	0.001	0.001
НБВ—НБ	—	—	0.001	0.001
НБР—НБ	0.05	—	0.001	0.001

Представленные выше материалы позволяют выделить на градиенте емкости микроэкотопов две области, характеризуемые преобладающим действием одного из основных факторов формирования мозаичности сообщества. Крайне неблагоприятные или чрезвычайно благоприятные (отождествляемые соответственно с «бедными» или «богатыми» — Slade, Hutchings, 1987) микроэкотопы, «привязанные» к противоположным концам градиента емкости, находятся за пределами порога конкуренции и представляют область преобладания экотопического контроля (ОЭК). С бедными микроэкотопами связан экотопический пессимум сообщества. В биологическом плане ЭПС можно описать следующим образом: «В том же случае, когда уровень питательных веществ в почве с самого начала низок, растения строят свой обмен веществ сообразно этому низкому уровню. Каждое из них развивается слабо — отсюда и более слабые взаимодействия между ними» (Марков, 1986 : 74). При умеренном дефиците ресурсов происходит взаимоослабление всех «парциальных конкуренций» (Куркин, 1986). Напротив, «где нет дефицита ресурсов — нет и конкуренции» (Куркин, 1984 : 440). В богатых микроэкотопах, где формируется другой элемент мозаики — экотопический оптимум сообщества, именно вследствие отсутствия или ослабления конкуренции и злаки, и разнотравье выходят на уровни продуктивности, превышающие средние для участка. Здесь нет характерного следствия конкурентных отношений — непременного ущерба одной из сторон (Clements, Shelford, 1939; Walter, 1979), что хорошо видно из табл. 4. В общем благоприятным считается такой экотоп, где растения в течение вегетационного периода вырастают крупными (Eriksson, 1985).

Пусковым механизмом конкуренции является исходное несоответствие плотности доминантных ценопопуляций емкости экотопа. Хотя конкуренция идет на уровне особей («ближайших соседей»), последствия ее значимы на более высоком (ценотическом) уровне. В общем плане конкуренция порождает доминирование и субординацию (Clements; Shelford, 1939). При наличии более одного доминанта в результате конкуренции локально устанавливаются новые соотношения между доминирующими видами, отличные от средних для участка. В этом проявляется свойство функциональной системы «активно изменять соотношение и устанавливать определенным образом направленное соподчинение между ее компонентами» (Анохин, 1980 : 53). Наложение «возмущающего» фактора (конкуренции) на прямую реакцию компонентов сообщества на условия среды — особенность области преобладания ценотического контроля уровня продуктивности (ОЦК). Это область наиболее ярко выраженной фитоценотической пластичности (понятие введено Ю. А. Злобиным, 1982), которая служит важным тактическим средством завоевания необходимого особи и ценопопуляции пространства (особенно когда невозможно увеличение плотности). ОЦК в разнотравно-злаковом сообществе поддерживает два элемента мозаики состояний — ценотический оптимум злаков и ценотический оптимум разнотравья. Для ЦОЗ характерно повышение ценотической роли злаков, для ЦОР — разнотравья по сравнению с той, которая типична для участка в общем. В пределах контура, бесспорно относимого к определенной ассоциации разнотравно-вейникового луга, часто фрагменты состояния ЦОР могли бы образовать выборку, взятую будто из вейниково-разнотравного сообщества (см. правую колонку табл. 2).

Проверка нулевой гипотезы о равночастотности площадок, представляющих области контроля уровня продуктивности (ОЭК и ОЦК), показала, что они на всех участках (кроме ЧТВЛ-III, где χ^2=4.80) территориально уравновешены. Из этого следует оценка рассматриваемых сообществ как относительно стабильных при отсутствии явных тенденций ни к экогенетическим, ни к ценогенетическим сменам.

Расчленение ОЭК на относительно благоприятные и неблагоприятные микроэкотопы нашло отражение в существенности различий уровней продуктивности состояний ЭПС—ЭОС на всех участках. По достоверности различий уровней продуктивности состояний ЭПС—ЦОЗ и ЭПС—ЦОР на большинстве участков можно прийти к заключению о низкой емкости микроэкотопов, поддерживающих состояние ЭПС.

На 9 участках, как можно судить по уровням продуктивности, микроэкотопы ОЦК были выровненными по емкости. Недостоверность различий уровней продуктивности состояний ЦОЗ и ЦОР на этих участках естественно связать со способностью особей разных видов благодаря пластичности роста заполнять доступное им пространство, т. е. использовать имеющиеся ресурсы (Mack, Harper, 1977), а также с экотопической обусловленностью исхода конкуренции (Сукачев, 1934; Раменский, 1971) даже в ОЦК. Однако для обследованной серии участков более типична ситуация, когда состояние ЦОЗ существенно превосходит по уровню продуктивности ЦОР и приближается к ЭОС. Так, на 15 участках ценотический оптимум вейника кажется приуроченным к самым богатым микроэкотопам, равным по емкости тем, которые поддерживают состояние ЭОС. И тем не менее состояния ЦОЗ и ЭОС относятся к разным областям контроля уровня продуктивности сообщества. Состояния, приуроченные к ОЭК, как правило, в структурном отношении между собой ближе, чем состояния, связанные с ОЦК (табл. 2).

Компонент, вносящий менее весомый вклад в общий уровень продуктивности сообщества, т. е. НБР (см. соотношение НБВ/НБР — табл. 2), в состоянии ЭПС сильнее отклоняется от $\bar{x}$ в отрицательную сторону по сравнению с НБВ и НБ (ср. табл. 4 и 6). При этом относительные величины НБР в ЭПС и ЦОЗ практически одинаковы (ср. табл. 4 и 5). Таким образом, результаты экотопического (ЭПС) и ценотического (ЦОЗ) подавления разнотравья можно признать равноценными. Этот вывод усиливается неодинаковой емкостью микроэкотопов, поддерживающих состояния ЭПС и ЦОЗ (на всех 25 участках различия уровней продуктивности названных состояний достоверны).

На примере 6 участков, на которых представлены условно двухкомпонентные сообщества (вейник + один вид из группы разнотравья дают 83.7—99.7 % общей величины надземной биомассы) и где $n \geqslant 40$, проанализируем особенности связи между плотностью стеблестоя и надземной биомассой этих основных ценозообразователей в ОЭК и ОЦК. Характеристикам ценопопуляций вейника и доминанта из группы разнотравья — кипрея на участках КпрВЛ-I и КпрВЛ-II; чихотной травы на участках ЧТВЛ-II и ВрЧТВЛ (1); вероники на участке ВрВЛ (3); подмаренника на участке ПВЛ (1) — последовательно отводилась роль факториальных и результативных признаков, как это принято (Венецкий, Кильдишев, 1963) в корреляционном анализе. Результаты сведены в табл. 7, в которой значения η, достоверно указывающие на наличие связи, подчеркнуты, а условное сокращение ПВ означает полную выборку.

ТАБЛИЦА 7

Показатель тесноты связи (η) между плотностью стеблестоя (ПС) и величиной надземной биомассы (НБ) ценозообразователей разнотравно-вейниковых сообществ

Шифр участка	ПС—ПС			НБ—НБ			НБ—ПС		
	ПВ	ОЭК	ОЦК	ПВ	ОЭК	ОЦК	ПВ	ОЭК	ОЦК
Факториальный признак — ПС или НБ вейника Лангсдорфа									
КпрВЛ—I	0.18	0.15	$\underline{0.70}$	$\underline{0.40}$	$\underline{0.77}$	$\underline{0.70}$	$\underline{0.36}$	$\underline{0.44}$	0.39
КпрВЛ-II	$\underline{0.28}$	$\underline{0.39}$	$\underline{0.36}$	$\underline{0.35}$	$\underline{0.64}$	$\underline{0.73}$	$\underline{0.28}$	0.22	0.29
ЧТВЛ-II	$\underline{0.49}$	0	$\underline{0.80}$	$\underline{0.74}$	$\underline{0.77}$	$\underline{0.80}$	$\underline{0.37}$	0.31	$\underline{0.80}$
ВрВЛ (3)	$\underline{0.47}$	$\underline{0.60}$	$\underline{0.85}$	0.11	$\underline{0.76}$	$\underline{0.88}$	0.17	$\underline{0.68}$	$\underline{0.82}$
ВрЧТВЛ (1)	$\underline{0.29}$	0.34	$\underline{0.47}$	0.16	$\underline{0.84}$	$\underline{0.69}$	$\underline{0.36}$	0.37	$\underline{0.66}$
ПВЛ (1)	$\underline{0.28}$	0.23	0.22	$\underline{0.32}$	$\underline{0.69}$	$\underline{0.76}$	0.16	0.20	$\underline{0.52}$
Факториальный признак — ПС или НБ ценозообразователя из группы разнотравья									
КпрВЛ-I	$\underline{0.35}$	0.19	$\underline{0.47}$	0.26	$\underline{0.83}$	$\underline{0.75}$	$\underline{0.29}$	0.24	0.38
КпрВЛ-II	0.25	$\underline{0.48}$	$\underline{0.58}$	$\underline{0.30}$	$\underline{0.75}$	$\underline{0.82}$	0.25	$\underline{0.76}$	$\underline{0.74}$
ЧТВЛ-II	$\underline{0.48}$	0.21	$\underline{0.75}$	$\underline{0.35}$	$\underline{0.77}$	$\underline{0.68}$	$\underline{0.42}$	0.15	$\underline{0.74}$
ВрВЛ (3)	0.24	$\underline{0.50}$	$\underline{0.87}$	0.13	$\underline{0.81}$	$\underline{0.82}$	0.10	$\underline{0.68}$	$\underline{0.77}$
ВрЧТВЛ (1)	0.14	0.33	0.24	0.12	$\underline{0.50}$	$\underline{0.84}$	0.10	$\underline{0.48}$	0.28
ПВЛ (1)	0.21	$\underline{0.32}$	$\underline{0.46}$	$\underline{0.26}$	$\underline{0.50}$	$\underline{0.76}$	$\underline{0.41}$	$\underline{0.40}$	$\underline{0.59}$

В том, что теснота связи между признаками и даже наличие или отсутствие ее в полной выборке не воспроизводится в неизменном виде при разбивке выборки на ОЭК и ОЦК, можно видеть дополнительное подтверждение разнородности анализируемых совокупностей. В ОЦК больше число связей (13 двусторонних и 4 односторонних против 9 двусторонних и 5 односторонних в ОЭК), а для пар признаков ПС—ПС и НБ—ПС выше и их теснота при наличии связи. Во всех без исключения случаях связь проявилась лишь в пределах пары НБ—НБ — как в ОЭК, так и в ОЦК. Это подтверждает перспективность использования данного показателя в фитоценологических исследованиях. Предпочтительность оценки биомассы по сравнению с другими характеристиками популяции и сообщества (Harper, 1960; McNaughton, 1968) хорошо согласуется с принципом оценки по «результату» как функциональной системы в целом (Анохин, 1980), так и взаимодействий ее компонентов (Уильямсон, 1975). Учитывая, что корреляционные зависимости проявляются лишь в изменении средних величин (Дружинин, 1968), мы сравнили последовательности классовых средних в ОЭК и ОЦК. Оказалось, что в подавляющем большинстве случаев увеличению значений факториального признака соответствовали в ОЭК возрастающие, а в ОЦК убывающие ряды классовых средних результативного признака. Так, например, на участке КпрВЛ-II классовые средние ПС кипрея в ОЭК представляли последовательность 3.0—4.0—5.2—5.4, в ОЦК — 6.8—5.2—3.2; классовые средние ПС вейника соответственно 68.4—80.5—87.3—98.5 и 113.0—101.7—83.2—69.0—61.0 побегов на 0.1 м^2. На этом же участке классовые средние НБ кипрея располагались в последовательности 13.1—18.0—30.1 в ОЭК и 37.4—18.0—14.5 в ОЦК, а НБ вейника — 43.8—46.0—72.9 и 73.5—38.8—37.3 г/0.1 м^2. Подобные закономерные изменения классовых средних позволяют полагать, что в однонаправленности изменений НБ основных ценозообразователей отражена их общая реакция на увеличение емкости микроэкотопов в пределах ОЭК, а разнонаправленность указывает на проявление конкурентных отношений в ОЦК. Результат конкуренции в каждом микроэкотопе предвидеть обычно невозможно: «Если многие процессы в фитоценозе носят статистический характер, то поведение отдельных компонентов непредсказуемо. . .» (Василевич, 1969 : 8). Так или иначе в процессе конкурентных отношений выявляется лучшая адаптация (выражающаяся, в частности, «в подгонке оптимумов под условия среды» — Лекявичюс, 1986 : 6) одного из основных ценозообразователей.

А. И. Бузыкин и Л. С. Пшеничникова (1980), изучавшие структуру и продуктивность сосново-лиственных молодняков, установили, что при равном участии сосны и лиственных пород насаждения имеют наименьший запас; если же преобладают лиственные породы (70—90 %) или сосна (70—80 %) — запас насаждений выше. Эти данные можно рассматривать как подтверждение эффективности выхода одного из компонентов сообщества в состояние ценотического оптимума в плане повышения общего уровня продуктивности сообщества. В разнотравно-злаковых сообществах подобной ситуации отвечают состояния ЦОЗ и ЦОР.

Выделяемые в пределах участка состояния сообщества неодинаковы по относительному вкладу в величину общей продукции участка. Различия обусловлены тем, что каждое из состояний характеризуется своим частным уровнем продуктивности и занимает определенную долю общей площади участка. С учетом этих положений целесообразно введение такого показателя, как «эффективность состояния». Он представляет собой соотношение долей «надземная биомасса/площадь». На обследованных участках убывающий ряд усредненных оценок эффективности состояния выглядит таким образом: ЭОС (1.16—1.89)—ЦОЗ (0.96—1.33)—ЦОР (0.80—1.19)—ЭПС (0.55—0.81).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Т. 29. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Англо-русский* биологический словарь. М.: Физматгиз, 1963. 679 с. — *Анохин П. К.* Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука, 1980. 197 с. — *Аццu Дж.* Сельскохозяйственная экология. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 479 с. — *Бузыкин А. И.*, *Пшеничникова Л. С.* Формирование сосново-лиственных молодняков. Новосибирск: Наука, 1980. 175 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Венецкий И. Г., Кильдишев Г. С.* Основы математической статистики. М.: Госстатиздат, 1963. 308 с. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 358 с. — *Дружинин Н. К.* Основные математико-статистические методы в экономических исследованиях (введение в изучение статистической методологии). М.: Статистика, 1968. 248 с. — *Закономерности* развития сложных систем (эволюция и надмолекулярные неравновесные явления). Л.: Наука, 1980. 344 с. — *Злобин Ю. А.* Фитоценотическая обусловленность морфогенеза растений // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений (материалы конф.). М.: Наука, 1982. С. 17—21. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. С. 5—320. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 437—447. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь между давлениями парциальных конкуренций за различные ресурсы // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 6. С. 723—732. — *Курно Ог.* Основы теории шансов и вероятностей. М.: Наука, 1970. 383 с. — *Лекявичюс Э.* Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с. — *Марков М. В.* Популяционная биология растений (учеб.-метод. пособие). Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. 109 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. — *Пешкова Н. В.* Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск : Изд-во Урал. ун-та, 1987. 136 с. — *Раменский Л. Г.* Об экологии // Сов. ботаника. 1934. № 3. С. 68—71. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избранные работы. Л.: Наука, 1971. С. 142—164. — *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. 2-е перераб. изд. Минск : Вышэйш. шк., 1967. 328 с. — *Степанова К. Д.* Луга Камчатской области. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. 236 с. — *Сукачев В. Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 616 с. — *Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с. — *Шенников А. П.* Что такое геоботаника (тезисы доклада) // Сов. ботаника. 1934. № 2. С. 127—128. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 376 с. — *Ястремский Б. С.* Некоторые вопросы математической статистики. М.: Госстатиздат, 1961. 192 с. — *Amarasinghe L., Pemadasa M. A.* The ecology of montane grassland in Sri Lanka. II. The pattern of four major species // J. Ecology. 1982. Vol. 70, N 1. P. 17—23. — *Belsky A. J.* Population and community processes in a mosaic grassland in the Serengeti, Tanzania // J. Ecology. 1986. Vol. 74, N 3. P. 841—856. — *Clements F. E., Shelford V. E.* Bio-ecology. New York; London : Chapman a. Hall, 1939. 425 p. — *Eriksson O.* Reproduction and clonal growth in *Potentilla anserina* L. (*Rosaceae*): the relation between growth form and dry weight allocation // Oecologia. 1985. Vol. 66, N 3. P. 378—380. — *Harper J. L.* Factors controlling plant numbers // The biology of weeds (Symp. Brit. Ecol. Soc.). Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1960. P. 119—132. — *Kershaw K. A.* An investigation of the structure of a grassland community. II: The pattern of *Dactylis glomerata, Lolium perenne* and *Trifolium repens*; III: Discussion and conclusions // J. Ecology. 1959. Vol. 47, N 1. P. 31—53. — *Mack R. N., Harper J. L.* Interference in dune annuals: pattern and nieghbourhood effects // J. Ecology. 1977. Vol. 65, N 2. P. 345—363. — *McNaughton S. J.* Structure and function in Californian grasslands // Ecology. 1968. Vol. 49, N 5. P. 962—972. — *Redmann R. E.* Production ecology in grassland plant communities in Western North Dakota // Ecol. Monogr. 1975. Vol. 45, N 1. P. 83—106. — *Silvertown J. W.* Introduction to plant population ecology. London; New York : Longman, 1982. 209 p. — *Slade A. J., Hutchings M. J.* Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea* // J. Ecology. 1987. Vol. 75, N 4. P. 1023—1036. — *Walter H.* Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere. Transl. from the third, revised German ed. New York Inc. : Springer-Verlag, 1979. 274 p. — *Werger M. J. A., Dusink E. M., Fliervoet L. M.* Types of phytomass- and leaf area index profiles in glassland vegetation // Vegetatio. 1986. Vol. 65, N 1. P. 39—45. — *White P. S.* Process and natural disturbance in vegatation // Bot. Rev. 1979. Vol. 45, N 3. P. 230—299.

Институт экологии растений и животных
УрО АН СССР,
Свердловск.

Получено 27 IV 1988.

УДК 581.9(571.5)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

А. Н. Беркутенко, М. О. Маленина

ФЛОРА БОТАНИЧЕСКОГО ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ — ГОРЫ ЗАМКОВОЙ (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ КОЛЫМЫ)

A. N. BERKUTENKO, M. O. MALENINA. FLORA OF THE ZAMKOVAYA MOUNTAIN (THE MIDDLE COURSE OF THE KOLYMA RIVER), THE BOTANICAL MONUMENT OF NATURE

Приводится характеристика природных условий и список 166 видов сосудистых растений, произрастающих на горе За́мковой, расположенной на левом берегу р. Колымы в ее среднем течении. Во флоре ярко выражены кальцефильный и степной элементы. Гора является убежищем для ряда редких видов, ей придан статус ботанического памятника природы областного значения.

Колыма является самой крупной рекой в Магаданской обл. В настоящее время бассейн Колымы подвергается интенсивному антропогенному воздействию: работают многочисленные золотодобывающие предприятия, ведется строительство гидроэлектростанций. В районе пос. Синегорье в среднем течении Колымы действует с 1980 г. Колымская ГЭС мощностью 1 млн квт/ч. Планируются работы по экологической экспертизе в бассейне среднего течения, поскольку здесь намечается строительство Усть-Среднеканской ГЭС в районе пос. Усть-Среднекан.

В связи с этим возрастает роль работ по организации мониторинга в бассейне Колымы, для которых одним из основных звеньев является точный учет и состояние растительных ресурсов.

В 1878 г. Р. Э. Траутфеттер по сборам Августиновича, проплывшего от Среднеколымска до устья, опубликовал обзор «Flora riparia kolymensis» (Trautvetter, 1878), содержащий список из 251 вида сосудистых растений. Сведения по флоре отдельных притоков и некоторых отрезков Колымы в ее среднем и верхнем течении имеются в работах А. П. Хохрякова (1981, 1985) и в «Арктической флоре СССР» (1968—1987). Однако современной «Flora riparia kolymensis» пока нет и написание ее — задача будущего.

Наше сообщение посвящено замечательному месту на р. Колыме — горе За́мковой, объявленной по инициативе Института биологических проблем Севера ДВО АН СССР ботаническим памятником природы.

Гора За́мковая расположена в 70 км ниже пос. Сеймчан на левом берегу Колымы (63°21′ с. ш.; 152°35′ в. д.). Свое название она получила за то, что выветренные карбонатные породы на ее вершине напоминают старинный замок. Высота горы 746 м над ур. м. У ее подножия в р. Колыму впадает ручей Арангас.

Окружение горы Замковая характеризуется как интенсивно расчлененное среднегорье на осадочных породах протерозой-палеозойского возраста. Арангасский водораздел представляет собой гребневидную горную гряду, вытянутую в северо-западном направлении, с конусовидными вершинами, разделенными глубокими V-образными седловинами, с крутыми склонами (25—30°), покрытыми делювиальными каменистыми осыпями. Отсутствие сплошной растительности, значительная крутизна склонов, господство процессов морозного выветривания способствуют широкому распространению горных террас, осыпей и курумов. Рыхлый покров маломощен, представлен главным образом глыбовой фацией делювия и в пределах долины — валунно-галечниковым аллювием. Гора За́мковая завершает на юго-западе Арангасскую горную гряду, выходя к р. Колыме крутым каменистым обрывом. Она сложена песчаниками, алевролитовыми и глинистыми сланцами с линзами известняков, на западном склоне имеются кварцевые жилы, у подножия под действием реки образовались современные аллювиальные галечники, пески и илы, по юго-западному склону, граничащему с рекой, — эрозионные обрывы до 20 м выс. Вершину горы За́мковой украшают останцы мраморизованных известняков причудливой формы.

Климат района резко континентальный с максимальными перепадами температур от +34 °C летом до —63 °C зимой. Суровая зима длится 6—7 месяцев, лето короткое и жаркое. По данным ближайшей метеостанции Балыгычан, средняя годовая температура воздуха —11.8 °C. Продолжительность безморозного периода около 70 дней, но не исключены июльские заморозки. Средняя годовая скорость ветра 1.6 м/сек. Относительная средняя влажность воздуха 70 %, среднее годовое количество осадков 750 мм. Устойчивый снежный покров образуется к началу октября, полный сход снега происходит в начале июня. Река вскрывается к концу мая.

Согласно ботанико-географическому районированию Б. А. Юрцева (1974), гора За́мковая находится в Верхнеколымской подпровинции Северо-Охотской провинции Бореальной флористической области. По А. П. Хохрякову (1985), это континентальный Колымский флористический район Магаданской обл. Гора расположена в подзоне лиственничных редкостойных северотаежных лесов.

Несмотря на то что флора известняков всегда привлекает внимание ботаников, мы не смогли обнаружить гербарных сборов с этой горы за период, предшествовавший созданию Института биологических проблем Севера в 1971 г. В 1975 г. сотрудником этого института Д. И. Берманом был собран на горе За́мковой *Chamaerhodos grandiflora* (Pall.) Bunge. Этот степной вид, ареал которого охватывает Восточную Сибирь и Монголию, остается известным в Магаданской обл. только с горы За́мковой. По материалам гербария Ботанического института АН СССР в Ленинграде, ближайшее местонахождение этого вида находится в Кобяйском р-не Якутской АССР: «правый берег р. Лена, окр. пос. Сангар, степной склон, 15 VIII 1970, А. Королева» (LE) и, по устному сообщению Б. А. Юрцева, в окр. с. Тебюлях и в устье р. Иньели в бассейне Индигирки.

В июле 1975 г. гору посетили А. Н. Беркутенко со студентами Томского госуниверситета М. П. Даниловым и М. В. Ивановой. Были произведены гербарные сборы и отмечена поясность в распределении растительности, связанная не только с высотой, но и с локализацией выходов известняков. На вершине горы был обнаружен комплекс кальцефильных видов, наиболее типичными представителями которого являются *Gypsophila sambukii*, *Rhododendron adamsii*, *Campanula dasyantha*, *Dendranthema zavadskii*.

Только на вершине обитают *Salix berberifolia* subsp. *fimbriata*, *Saxifraga cespitosa*, *Cryptogramma stelleri*, *Tofieldia cernua*, *Carex alba*, *Androsace gorodkovii*.

В 1979 г. гору За́мковую посетили А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко, произведшие здесь довольно полные флористические сборы. Но ни Беркутенко, ни Хохрякову и Мазуренко не удалось повторить сбор *Chamaerhodos grandiflora*. Подтвердить его произрастание на этой горе удалось лишь в 1989 г. А. Н. Полежаеву и А. Н. Беркутенко. При посещении горы в июле 1989 г. наибольшее внимание было уделено средней части горы, где развита остепненная растительность, столь характерная для бассейна Колымы в этой его части. В сложении ее участвуют *Artemisia frigida*, дающая аспект, *Poa attenuata*, *P. glauca*, *Festuca brachyphylla*, *Carex pediformis*, *C. rupestris*, *C. spaniocarpa*, *Silene repens*, *Pulsatilla multifida*, *Thalictrum foetidum*, *Draba cinerea*, *Arabis turczaninovii*, *Orostachys spinosa*, *Spiraea media*, *Potentilla asperrima*, *Chamaerhodos erecta*, *C. grandiflora*, *Phlojodicarpus villosus*, *Veronica incana*, *Senecio lenensis*, *Oxytropis scheludjakoviae* и др. В то же время на горе отсутствуют встречающиеся на остепненных склонах ниже по течению Колымы, где подстилающими породами являются карбонаты, кальцефиты *Sisymbrium polymorphum*, *Phlox sibirica*.

В августе 1989 г. на горе побывали А. Н. Беркутенко, М. О. Маленина и специалисты из Исландии V. Ludviksson, T. Tomason, J. Palson. Заброска производилась с помощью вертолета, и основное внимание было уделено вершине с ее хорошо развитой кальцефильной флорой. Ниже пояса с господством кальцефитов расположены заросли кедрового стланика с довольно бедной флорой из таких обычных видов, как *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Gypsophila* *violacea, Empetrum sibiricum, Bupleurum triradiatum, Arctous alpina, Cassiope ericoides.* У подножия горы в устье ручья Арангас под крутыми склонами, занятыми остепненной растительностью, произрастают *Larix cajanderi, Populus tremula, Salix schwerinii, Comarum palustre, Equisetum arvense, Poa pratensis, Elymus macrourus, Carex pallida, Drosera rotundifolia, Sanguisorba officinalis, Chamerion latifolium, Pyrola incarnata, Castilleja rubra, Galium boreale* и др.

Следует отметить, что на горе много троп. Уникальный в ботаническом отношении объект уже несет на себе черты пока еще не чрезмерной, но дающей себя знать рекреации. Это и побудило нас выступить перед областным отделением Госкомприроды с инициативой придания этому красивому и интересному в ботаническом отношении объекту статуса ботанического памятника природы.

Ниже приводится список видов. Гербарные образцы этих видов хранятся в Институте биологических проблем Севера ДВО АН СССР в Магадане.

Знаком «*» в списке обозначены редкие виды, сведения о распространении которых в Магаданской обл. содержатся в работе Беркутенко (1987).

Woodsia glabella R. Br.
W. ilvensis (L.) R. Br.
Cystopteris dickieana R. Sim.
Dryopteris fragrans (L.) Shott
*_Cryptogramma stelleri_ (S. G. Gmel.) Prantl
Equisetum arvense L.
E. scirpoides Michx.
Lycopodium dubium Zoega
Diphasiastrum complanatum (L.) Holub
Selaginella rupestris (L.) Spring
Pinus pumila (Pall.) Regel
Larix cajanderi Mayr
Juniperus sibirica Burgsd.
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal
Calamagrostis purpurascens R. Br.
Poa attenuata Trin.
P. glauca Vahl
P. pratensis L.
Puccinelia hauptiana V. Krecz.
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. fil.
F. kolymensis Drob.
F. ovina L.
F. rubra L.
F. supina Schur
Elytrigia jacutorum (Nevski) Nevski
Elymus macrourus (Turcz.) Tzvel.
Kobresia sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.
Carex alba Scop.
C. globularis L.
C. fuscidula V. Krecz. ex Trev.
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev.
C. pallida C. A. Mey.
C. pediformis C. A. Mey.
C. rigidioides Gorodk.
C. rupestris All.
C. schmidtii Meinsh.
C. spaniocarpa Steud.
C. tripartita All.
Tofieldia cernua Smith
T. coccinea Richards.
Allium strictum Schrad.
Zygadenus sibiricus (L.) A. Gray
Populus tremula L.
Salix bebbiana Sarg.
S. berberifolia Pall. subsp. *fimbriata* Skvorts.
S. hastata L.
S. lanata L.
S. polaris Wahlenb.
S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder.
S. pulchra Cham.
*_S. pyrolifolia_ Ledeb.
S. schwerinii E. Wolf
Betula divaricata Ledeb. (*B. middendorffii* Trautv. et Mey.)
B. fruticosa Pall.
B. platyphylla Sukacz.
Stellaria peduncularis Bunge
Minuartia verna (L.) Hiern
Eremogone tschuktschorum (Regel) Ikonn. (*Arenaria tschuktschorum* Regel)
Silene repens Patrin
S. stenophylla Ledeb.
Lychnis sibirica L.
Gypsophila sambukii Schischk.
G. violacea (Ledeb.) Fenzl
Dianthus repens Willd.
Trollius chartosepalus Schipcz.

Delphinium maydellianum Trautv.
Aconitum delphinifolium DC.
Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz.
Anemone silvestris L.
Atragene ochotensis Pall.
Thalictrum foetidum L.
Aquilegia parviflora Ledeb.
Papaver croceum Ledeb.
P. nudicaule L.
Draba cinerea Adam
D. hirta L.
Arabis turczaninovii Ledeb.
Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch.
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.
Drosera rotundifolia L.
Sedum middendorffianum Maxim.
S. telephium L.
Orostachys spinosa (L.) C. A. Mey.
Saxifraga bronchialis L.
S. cespitosa L.
S. cernua L.
S. nelsoniana D. Don
Ribes triste Pall.
Spiraea media Franz Schmidt
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.
Sorbus sibirica Hedl.
Rubus sachalinensis Levl.
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.
P. asperrima Turcz.
P. multifida L.
P. nudicaulis Willd. ex Schlecht.
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz
Comarum palustre L.
*_Chamaerhodos erecta_ (L.) Bunge
*_C. grandiflora_ (Pall. ex Schult.) Bunge
Dryas grandis Juz.
D. incisa Juz.
D. punctata Juz.
Sanguisorba officinalis L.
Rosa acicularis Lindl.
Astragalus frigidus (L.) A. Gray
A. schelichowii Turcz.
A. tugarinovii Basil.
Oxytropis middendorffii Trautv.
O. scheludjakovae Karav. et Jurtz.
Hedysarum dasycarpum Turcz.
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell.
Vicia macrantha Jurtz.
Empetrum sibiricum V. Vassil.
Viola biflora L.
V. mauritii Tepl.
Chamerion angustifolium (L.) Holub
C. latifolium (L.) Holub.
Bupleurum triradiatum Adam ex Hoffm.
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.
Pyrola incarnata (DC.) Freyn
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.
Rhododendron adamsii Rehd.
R. aureum Georgi
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don
C. tetragona (L.) D. Don
Camaedaphne calyculata (L.) Moench
Arctous alpina (L.) Niedenzu
Vaccinium vitis-idaea L.
V. uliginosum L.
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.
A. gorodkovii Ovcz. et Karav.
Polemonium boreale Adam
P. villosum J. Rudolph ex Georgi
Eritrichium sericeum (Lehm.) A. DC.
Dracocephalum palmatum Steph.
Thymus serpyllum L. s. l.
Veronica incana L.
Lagotis minor (Willd.) Standl.
Castilleja hyparctica Rebr.
C. rubra (Drob.) Rebr.
C. pallida (L.) Spreng.
Euphrasia frigida Pugsl.
Pedicularis adamsii Hult.
P. lapponica L.
Galium boreale L.
G. verum L.
Linnaea borealis L.
Valeriana capitata Pall. ex Link
Campanula dasyantha Bieb.
C. langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey.
Aster alpinus L.
Arnica frigida C. A. Mey. et Iljin
Erigeron politus Fries
Achillea alpina L.
Dendranthema zawadskii (Herbich) Tzvel.
Artemisia arctica Less.
A. frigida Willd.
A. kruhsiana Bess.
Endocellion sibiricum (J. F. Gmel.) Toman (*Nardosmia gmelinii* (Turcz.) DC.)
Senecio lenensis Schischk.
*_Saussurea schanginiana_ (Wydl.) Fisch. ex Herd.
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1968—1987. Вып. 1—10. — *Беркутенко А. Н.* Редкие растения Магаданской области. Магадан: Изд-во ДВО АН СССР, 1987. 82 с. — *Хохряков А. П.* К флоре среднего течения Колымы (на отрезке между устьями Сугоя и Поповки) // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток: Изд-во АН СССР Дальневост. науч. центра, 1981. С. 85—98. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 397 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Trautvetter E. R.* Flora riparia kolymensis // Acta Horti Petropolit. 1878. Vol 5, fasc. 2. P. 495—574.

Институт биологических проблем Севера
ДВО АН СССР,
Магадан.

Получено 18 IV 1990.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.33(571.121)
© 1990

А. Д. Потёмкин

РОД *TRITOMARIA* (*LOPHOZIACEAE, HEPATICAE*) НА ЯМАЛЕ

A. D. POTEMKIN. THE GENUS *TRITOMARIA* (*LOPHOZIACEAE, HEPATICAE*) IN YAMAL

Род *Tritomaria* представлен на Ямале 7 видовыми и внутривидовыми таксонами одноименного подрода. в том числе *T. quinquedentata* var. *grandigemma* var. nov., *T. heterophylla* f. *anomala* f. nov. Обосновывается отказ от разделения подрода на секции *Tritomaria* и *Trilophozia*, от выделения подвида *T. exsectiformis* subsp. *arctica*. Описаны спорогоны *T. heterophylla* и андроцеи *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* f. *gracilis*. Охарактеризована изменчивость ямальских таксонов *Tritomaria*. Составлен дихотомический ключ для определения видовых и внутривидовых таксонов подрода *Tritomaria*, известных из северных районов Голарктики.

Род *Tritomaria* Loeske представлен на Ямале 4 видами одноименного подрода: *T. exsectiformis* (Breidl.) Loeske, *T. heterophylla* Schust., *T. quinquedentata* (Huds.) Buch и *T. scitula* (Tayl.) Jørg. Подрод принято разделять на 2 секции — *Trilophozia* (Schust.) Schust., к которой обычно относят *T. quinquedentata*, и *Tritomaria*, объединяющую остальные виды (Schuster, 1969; Шляков, 1980). Разделение видов подрода на указанные секции проводится в основном по таким признакам, как наличие или отсутствие выводковых почек, толщина стенки коробочки, строение ножки антеридия. Изучение изменчивости видов подрода по этим признакам показало, что они не могут использоваться как секционные из-за сильной внутривидовой изменчивости по ним *T. quinquedentata*, с одной стороны, и в связи с сильной зависимостью их от условий среды — с другой. Так, если у типичной *T. quinquedentata* ножка антеридиев 2-рядная, то у *T. quinquedentata* var. *grandigemma* Potemk. она иногда частично или полностью 1-рядная, а у *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* f. *gracilis* (C. Jens.) Schust. — 1-рядная; если у типичной *T. quinquedentata* выводковые почки образуются чрезвычайно редко, то у *T. quinquedentata* var. *grandigemma* — часто. Обнаружение зависимости толщины стенки коробочки от общих размеров растений у *T. heterophylla* дает основания полагать, что и у мелких форм *T. quinquedentata* var. *grandigemma*, встречаемых с периантиями, стенка коробочки может быть не 5-слойной, как у типичной *T. quinquedentata*, а более тонкой — 3—4-слойной. Вместе с тем наличие выводковых почек у представителей секции *Tritomaria* не является абсолютно константным признаком. При определенных условиях среды может иметь место подавление геммопродукции, что отмечалось для *T. heterophylla* и более южной, не рассматриваемой в данной работе, *T. exsecta* (Schrad.) Loeske (в таких случаях при наличии достаточного количества гербарного материала выводковые почки можно найти лишь у отдельных растений в небольших количествах на верхушках ювенильных листьев). Другие признаки — размеры растений, желобчатость листьев, характер ветвления — в данном случае, по-видимому, также не могут рассматриваться как секционные. Наиболее важным из них, очевидно, надо считать характер ветвления. Однако боковое интеркалярное ветвление, отмечаемое как характерная черта секции *Trilophozia* (Schuster, 1969; Шляков, 1980), может иногда встречаться и у представителя секции *Tritomaria* — *T. exsectiformis* (Schuster, 1969, fig. 226 : 2).

Исходя из вышеизложенных соображений я отказываюсь от разделения подрода *Tritomaria* на секции.

T. exsectiformis (Breidl.) Loeske

Редкий вид. Отмечен на Ямале в гипоарктических тундрах: в среднем течении рек Матюйяха (70°55′ с. ш., 70°20′ в. д.), Ляккатосё (69°30′ с. ш., 71°25′ в. д.) и Хевесё (68°35′ с. ш., 73°20′ в. д.), в нижнем течении р. Еръяха (68°10′ с. ш., 72°50′ в. д.) и междуречье рек Томбойяха и Сёяха (70°15′ с. ш., 69°40′ в. д.). Встречен в следующих растительных сообществах: в ивнячково-моховолишайниковой злаково-разнотравной группировке на плохо закрепленных песках, в комплексе ивково-ерниковых сообществ на буграх и злаково-пушицево-осоковых в западинах, в ивково-осоково-моховой и кустарничковой осоково-мохово-лишайниковой кочкарной тундрах, где произрастал отдельными стеблями и пучками в моховых дернинах и, как исключение, среди лишайников. В качестве сопутствующих таксонов печеночных мхов отмечены: *Barbilophozia binsteadii* (Kaal.) Loeske, *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr., *Lophozia longiflora* (Nees) Schiffn., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Tritomaria quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* Bryhn et Kaal., *Lophozia groenlandica* (Nees) Macoun и некоторые другие.

Вид встречается всегда с выводковыми почками, варьирующими по окраске от желтых и желтовато-коричневатых до красных, 3—4-угольными, с несильно выступающими углами, (12)14—20(23)×11—17 мкм. Вентральная и срединная лопасти листьев, по-видимому вследствие обильного почкования, часто сливаются и листья тогда становятся 2-лопастными. Клетки лопастей от почкования нередко становятся более крупными и вытянутыми.

На Ямале встречаются как широколистные модификации *T. exsectiformis* (величина отношения ширины листа к длине — 0.9—1.15), так и узколистные. Растения из ямальских образцов имеют клетки с довольно мелкими угловыми утолщениями стенок и гладкой либо тонко штриховато-папиллозной кутикулой. Брюшные основания листьев у них нередко развивают винно-красную (до фиолетово-пурпурной) пигментацию. Для *T. exsectiformis* наиболее характерна прямостоячая форма роста. Однако в районе междуречья рек Томбойяха и Сёяха были отмечены стелющиеся побеги с восходящими верхушками.

Впервые *T. exsectiformis* приводилась для Ямала как *T. exsectiformis* subsp. *arctica* Schust. (Грибова, Потемкин, 1988). Однако изучение гербарных материалов из различных районов Евразии (Польша, Ленинградская обл., Якутия, Чукотский п-ов), имеющихся в гербарии отдела низших растений Ботанического института АН СССР, показало, что диагностические признаки, которые выдвигает R. M. Schuster (1969) для разделения обоих подвидов (соотношение ширины и длины листа, характер кутикулы и угловых утолщений клеточных стенок, размеры выводковых почек), подвержены сильной вариации и наследуются часто несопряженно, что заставило меня отказаться от выделения subsp. *arctica* и рассматривать *T. exsectiformis* в широком смысле.

T. heterophylla Schust. f. *heterophylla*

(рис. 1, *1—12*)

Редкий таксон. Однажды отмечен в нижнем течении р. Хахаяха (69°35′ с. ш., 67°35′ в. д.; северные гипоарктические тундры) и неоднократно встречен

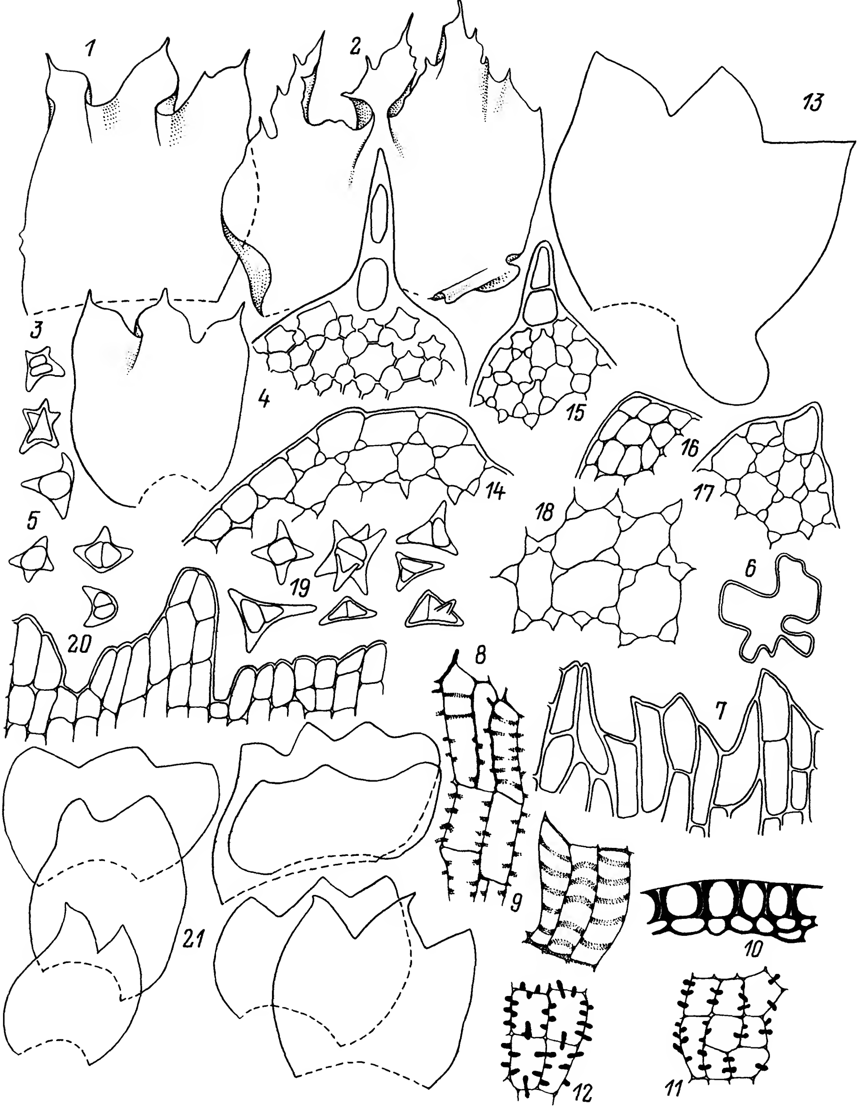


Рис. 1. *Tritomaria heterophylla* f. *heterophylla (1—12)* и f. *anomala (13—21)*.

1, 2 — ♀ покровные листья (в том числе *1* — mod. *angustifolia*); *3* — лист mod. *angustifolia*; *4* — верхушка лопасти листа; *5* — выводковые почки; *6* — поперечный срез периантия около устья; *7* — устье периантия; *8, 9* — внутренний слой стенки коробочки; *10* — поперечный срез стенки коробочки мелкого растения; *11, 12* — наружный слой стенки коробочки; *13* — ♀ покровный лист; *14—17* — верхушки лопастей листьев; *18* — клетки середины листа; *19* — выводковые почки; *20* — устье периантия; *21* — листья. *1—3, 13, 21* — ×32; *4, 5, 7—12, 14—17, 19, 20*— ×*200*; *6*— ×14.8; *18*— ×300.

в среднем течении р. Хевесё и нижнем течении р. Лаптаяха (68°20′ с. ш., 73°15′ в. д.; южные гипоарктические тундры). Собран на пятнах в различных типах влажных моховых тундр, где произрастал отдельными стеблями и небольшими группами растений вместе с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb., *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb., **Barbilophozia quadriloba f. glareosa (Jørg.) Potemk. comb. nov.,**[1] *Arnellia fennica* (Gott.) Lindb., *Lophozia grandiretis* (Kaal.) Schiffn., *Jungermannia polaris* Lindb.,

---

[1] Базионим: *Jungermannia quadriloba* var. *glareosa* Jørg., 1895, Bergens Mus. Aarbok 18:o.p.

J. obovata Nees s. l., *Sphenolobus minutus, Tritomaria quinquedentata, Odontoschisma macounii* (Aust.) Und., *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev. и некоторыми другими видами.

T. heterophylla f. *heterophylla* встречается почти всегда с выводковыми почками, которые развиваются в небольших количествах на верхушках ювенильных листьев. Выводковые почки преимущественно 3-угольные с примесью 4- и многоугольных, с сильно выступающими углами и сильно утолщенными в углах клеточными стенками, обычно коричневатые с примесью слабо пигментированных и неокрашенных (а не красновато-коричневые и пурпурные, как указывается в первоописании (Schuster, 1958)) и, таким образом, незаметные из-за сходной окраски с листьями, до 35 мкм дл.

Неоднократно встречены растения с периантиями. Устье периантия городчато-зубчатое. Зубцы образованы коротко выступающими верхушками клеток и иногда целыми клетками. Дважды отмечены растения со спороношением. Ножка коробочки (6)7(8) клеток в диаметре и 21—26 клеток по окружности. Коробочка коричневая, с 2—3-слойной стенкой у мелких форм и 3—4-слойной — у наиболее крупных. Клетки наружного слоя стенки коробочки в средней части створки обычно квадратные и короткопрямоугольные, 20—33(40)×17—28 мкм, отдельные — удлиненно-прямоугольные, 35—45×12—17(25—31) мкм, с узловатыми утолщениями, расположенными либо только на продольных, либо как на продольных, так и на поперечных стенках. Клетки внутреннего слоя стенки коробочки в средней части створки удлиненно-прямоугольные, (25)40—55×(7)12—20(25) мкм, с полными и неполными полукольчатыми утолщениями стенок. Споры коричневые, тонкопапиллозные, (12)14—17 мкм в диам. Элатеры двуспиральные, (5)6—9(10) мкм в диам. и 80—140 мкм дл. Неоднократно отмечены ♂ побеги, нередко произраставшие вместе с ♀ растениями. Антеридии оранжевые или неокрашенные, по 1—2 в пазухах листьев. Ножка антеридия около 20 мкм в диам.

Изучение растений ямальской популяции *T. heterophylla* существенно расширило сведения об изменчивости данного вида. Было установлено, что целый ряд признаков (пурпурная пигментация стеблей на брюшной стороне и брюшных оснований листьев, соотношение ширины и длины листа, зубчатость ♀ покровных листьев, прозрачность растений и очень крупные узловатые угловые утолщения клеточных стенок), выдвигаемых Schuster (1958, 1969) в качестве характерных для вида, у растений данной популяции проявляется не всегда, находится в определенной зависимости от условий произрастания и, следовательно, является второстепенным.

Одним из характерных признаков *T. heterophylla* считается наличие пурпурной пигментации вентральной части стебля и брюшных оснований листьев. У ямальских же растений этот признак нельзя считать константным, поскольку он развивается не во всех случаях. Кроме того, надо подчеркнуть, что пурпурная пигментация вентральной части стебля и брюшных оснований листьев может иногда встречаться у типичной *T. quinquedentata*, у *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* f. *gracilis, T. quinquedentata* var. *grandigemma, T. scitula* и *T. exsectiformis*, о чем свидетельствуют как собственные наблюдения, так и данные других авторов (Kitagawa, 1966; Schuster, 1969; Зиновьева, 1973). Следствием переоценки значимости данного признака явились ошибочные определения растений *T. quinquedentata* с пурпурной окраской брюшной части стебля и брюшных оснований листьев как *T. heterophylla* (Грибова, Потемкин, 1988).

Другим важным признаком считается зубчатость ♀ покровных листьев. Однако выраженность этого признака у *T. heterophylla*, как и у ряда других таксонов (*Lophozia excisa* (Dicks.) Dum., видов рода *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn. и подрода *Isopaches* (Buch) Schust. рода *Lophozia* (Dum.) Dum.), сильно варьирует в зависимости от условий произрастания. В условиях неблагоприятного почвенного питания (возможно, на более кислых и бедных почвах) и интенсивной инсоляции *T. heterophylla* развивает едва зубчатые и цельнокрайные ♀ покровные листья. Вместе с тем надо отметить, что зубчатость ♀ покровных листьев не является признаком только *T. heterophylla*. И у *T. quinquedentata* иногда могут развиваться сильно зубчатые ♀ покровные листья (Kitagawa, 1966, fig. XXIV : 2).

Важным систематическим признаком *T. heterophylla*, по Schuster (1969), является ширина листьев, которая всегда больше их длины. Однако на Ямале наряду с широколистными модификациями мною была отмечена mod. *angustifolia*.

Помимо указанных особенностей ямальские растения характеризуются рядом других специфических черт. Они в среднем несколько более мелкие, 0.5—0.7 мм шир. и около 3 мм дл., максимум 1.3—1.7 мм шир. и 6—8 мм дл. Наиболее мелкие растения могут иметь почти исключительно 2-лопастные листья. У ♀ растений часты подверхушечные побеги, в связи с чем периантии с неоплодотворенными архегониями часто не верхушечные, а сидячие в месте разветвления стебля либо боковые.

По-видимому, в наиболее неблагоприятных для роста и развития условиях встречаются растения, рассматриваемые как f. *anomala*.

T. heterophylla f. anomala Potemk. f. nov.

(рис. 1, *13—21*)

Plantae speciminibus minutis f. heterophylla habitu similes, a quibus distinguuntur: 1) coloratione viridi-fusca vel nigrescenti-fusca, caulibus facie ventrali ac foliorum basibus ventralibus virídulo-fuscis, fuscis, violaceo-fuscis vel violaceis; 2) foliorum lobis obtusis, rotundatis vel breviter acuminatis; 3) foliorum sinuum marginibus haud vel vix reflexis; 4) foliorum parietibus cellularibus angulis plerumque minus incrassatis; 5) bracteis femineis integerrimis sinuum marginibus ± vix reflexis, lobis apice breviter acuminatis vel obtusatis; 6) perianthii ostio e cellulis apice obtusis et ± vix prominentibus formato; 7) gemmis fuscis vel violaceo-fuscis (vix coloratis et hyalinis immixtis), angulis saepe longius prominentibus et tunc majoribus (20)25—40(48)×17—40 µm.

Typus: URSS, peninsula Yamal, 15 km ad boreali-occidentem a pago Mys Kamenny, haud procul a fl. Chevese (68°35′ lat. bor., 73°20′ long. orient.), in tundra caricoso-fruticuloso-lichenoso-muscosa maculoso-tumulosa, ad declive haud arduum, in macula, 21 VII 1988, A. D. Potemkin (LE).

Растения сходны по облику с мелкими формами типичной *T. heterophylla*, 0.4—0.7 мм шир. и 2—5 мм дл., от зелено-бурых до черно-бурых (по окраске напоминают темноокрашенные формы *Jungermannia polaris*), произрастают обычно отдельными стебельками или небольшими группами, реже образуют мелкие пятна. Стебель на брюшной стороне и брюшные основания листьев бурые, фиолетово-бурые либо фиолетовые (редко зеленые). Листья разделены закругленными, тупыми либо угловатыми вырезками с неотогнутыми назад краями (редко слабо отогнутыми) на (2)3(4) тупые, закругленные или островатые лопасти. Угловые утолщения клеточных стенок узловатые, умеренные, иногда (в дистальных частях листьев с интенсивно буропигментированными стенками) мелкие (клетки в лопастях тогда обычно более мелкие, до 20 мкм). Выводковые почки в небольших кучках на верхушках ювенильных листьев, бурые и фиолетово-бурые, с примесью слабо пигментированных и бесцветных, часто с более сильно выступающими, чем у f. *heterophylla*, углами и тогда более крупные, (20)25—40(48)×17—40 мкм.

Двудомное. ♀ покровные листья цельнокрайные, 3-лопастные, с коротко заостренными или притупленными на верхушках лопастями, с почти неотогнутыми назад краями вырезок. Устье периантия (встречены 2 периантия с неоплодотворенными архегониями) почти цельнокрайное. Клетки устья с тупыми ± слабо выступающими верхушками. Антеридиальные побеги, как у f. *heterophylla*. Антеридии неокрашенные, по 1(2) в пазухах покровных листьев, на 1-рядной (или частично 2-рядной) ножке около 20 мкм в диам. и 60 мкм дл., образованной сильно уплощенными клетками. Тело антеридия 200×175 мкм. Присутствуют мелкие парафизы — стебельчатые слизистые папиллы и языковидные образования из 2—4 клеток.

Тип: СССР, п-ов Ямал, в 15 км к северо-западу от пос. Мыс Каменный, недалеко от р. Хевесё (68°35′ с. ш., 73°20′ в. д.), в осоково-кустарничково-лишайниково-моховой пятнисто-бугорковой тундре на пологом склоне, на пятне, 21 IV 1988, А. Д. Потемкин.

Растения данной формы встречены еще 3 раза недалеко от р. Хевесё в очень небольших количествах, в корках: в кустарничковой злаково-моховой тундре, в кочкарной ерниково-злаково-моховой тундре местами с выраженной пятнистостью и в пятнистой осоково-кустарничковой лишайниково-моховой тундре. Растения из типового образца произрастали вместе с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Anthelia juratzkana*, *Jungermannia polaris* и *Odontoschisma macounii*. В целом спектр сопутствующих видов близок к таковому *T. heterophylla* f. *heterophylla*. Кроме того, обе формы встречались вместе, при этом растения f. *anomala* произрастали, видимо, в несколько иных (по-видимому, более суровых) микроусловиях, чем растения f. *heterophylla*.

Расширение сведений об изменчивости *T. heterophylla* требует выделения наиболее существенных признаков, отличающих этот вид от *T. quinquedentata* и *T. scitula*. От типичной *T. quinquedentata* и *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* f. *gracilis* вид отличается более симметричными листьями с равной шириной лопастей и вырезок; почти постоянным присутствием выводковых почек (хотя бы в малых количествах), которые имеют сильно выступающие и, как правило (за исключением ювенильных выводковых почек), сильно утолщенные углы и более крупные размеры; более крупными клетками лопастей листьев, почти не отличающимися по размерам от срединных. От типичной *T. quinquedentata* отличается также более мелкими размерами, строением устья периантия и стенки коробочки (периантии и спорогоны у *T. quinquedentata* var. *quenquedentata* f. *gracilis* неизвестны). Наиболее близко к *T. heterophylla*, очевидно, стоит *T. quinquedentata* var. *grandigemma*. Их отличия оговариваются при характеристике последнего таксона. Отличия типичной *T. heterophylla* от *T. scitula*: 1) выводковые почки с сильно выступающими углами, с сильно утолщенными в углах клеточными стенками, несколько более крупные; 2) лопасти листьев заостренные; 3) листья обычно (но не всегда) с шириной, значительно превосходящей длину, с равными, как правило, угловатыми вырезками с отогнутыми назад краями; 4) устье периантия городчато-зубчатое, с зубцами не более чем в 1 клетку длиной. Отличия *T. heterophylla* f. *anomala* от *T. scitula*: 1) выводковые почки часто с очень сильно выступающими углами, с очень сильно утолщенными в углах клеточными стенками, более крупные, большей частью бурые и фиолетово-бурые; 2) растения от зелено-бурых до черно-бурых; 3) листья обычно с шириной, значительно превышающей длину, их вырезки если закругленные, то широкие и равные по глубине (у *T. scitula* спинная вырезка часто более глубокая); 4) устье периантия почти цельнокрайное.

T. quinquedentata (Huds.) Buch var. *quinquedentata* f. *quinquedentata*

Наиболее широко распространенный таксон рода *Tritomaria*. Многократно отмечен во всех подзонах тундровой зоны Ямала, преимущественно во влажных моховых тундрах, где произрастает в моховых дернинах, реже — среди лишайников и иногда в корках, отдельными стеблями, пучками и пятнами. Изредка встречаются растения с периантиями и ♂ побеги. Однажды встречены растения со спороношением.

Таксон характеризуется большим полиморфизмом и сильно варьирует как по размерам растений, так и по окраске. Кроме того, отмечена значительная изменчивость по степени развития угловых утолщений клеточных стенок листьев (mod. *pachyderma* — mod. *mesoderma*, очень редко mod. *subleptoderma*). В корках встречаются растения mod. *densifolia-parvifolia-colorata*, которые я не отношу к f. *gracilis* из-за относительно широких листьев. Наряду с растениями типичной желтовато-зеленой и желтовато-коричневатой окраски в среднем течении р. Матюйяха были встречены растения темно-бурой окраски, характерной для var. *turgida* (Lindb.) Weim. Однако остальные признаки var. *turgida* у них не были выражены в должной мере, поэтому они были отнесены к var. *quinquedentata*. Вместе с тем надо отметить, что таксономический статус var. *turgida* как разновидности весьма проблематичен. По мнению Р. Н. Шлякова (1980), это лишь mod. *grandifolia-obtusiloba* типовой разновидности *T. quinquedentata*.

T. quinquedentata var. *quinquedentata* f. *gracilis* (C. Jens.) Schust.

(рис. 2, *10—15*)

Неоднократно отмечена во всех подзонах тундровой зоны Ямала, на крутых разнотравных склонах, на пятнах в пятнистых тундрах и в болотных ценозах, где произрастала отдельными стеблями и пучками в корках и моховых дернинах, а также среди лишайников.

Недалеко от р. Хевесё, по имеющимся сведениям, впервые отмечены антеридиальные побеги. Антеридиальные покровные листья в 3—4 парах. Антеридии по 1—2 в пазухах листьев. Ножка антеридия 1-рядная, около 20 мкм в диам. Такое строение андроцеев может быть объяснено двояко — либо как результат широкого диапазона модификационной изменчивости *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* по признакам строения андроцеев, либо как следствие генетической обособленности f. *gracilis* от *T. quinquedentata* var. *quinquedentata*. Решить этот вопрос в настоящий момент, по-видимому, однозначно нельзя, поскольку не определена природа переходных форм, существующих между f. *quinquedentata* и f. *gracilis*. К f. *gracilis* обычно относят как мелкие ксероморфные растения mod. *parvifolia-angustifolia-subaequiloba*, так и растения аналогичной модификации, встречающиеся в заболоченных ценозах (Schuster, 1969). Природа этих форм может быть различна. Надо отметить, что ксероморфные растения f. *gracilis*, собранные на Ямале, нередко имеют сильно заостренные лопасти (заострение в 2—3 клетки длиной) и отчетливо отогнутые назад края вырезок листьев. Наиболее крупные побеги достигали 1 см дл. и 1.5 мм шир.

T. quinquedentata var. grandigemma Potemk. var. nov.

(рис. 2, *1—9*)

Tritomaria quinquedentata var. *quinquedentata similis*. Folia sinuum marginibus imprimis in mod. densifolia-colorata reflexis. Gemmae saepe. Apice caulium evolvuntur, (17)22—29(31—34)×16—20(25) μm, e cellulis 1—2(3—4) compositae. Androeceum e paribus bracteis ♂4—7 compositum, antheridiis 1—3 in axillis earum; pedicellus antheridiorum toto vel pro parte biseriatus ca. 31 μm in diam. vel uniseriatus, 22—24 μm in diam.

Syntypi: URSS, peninsula Yamal, 15 km ad boreali—occidentem a pago Mys Kamenny haud procul a fl. Chevese (68°35′ lat. bor., 73°20′ long. orient.) in tundra

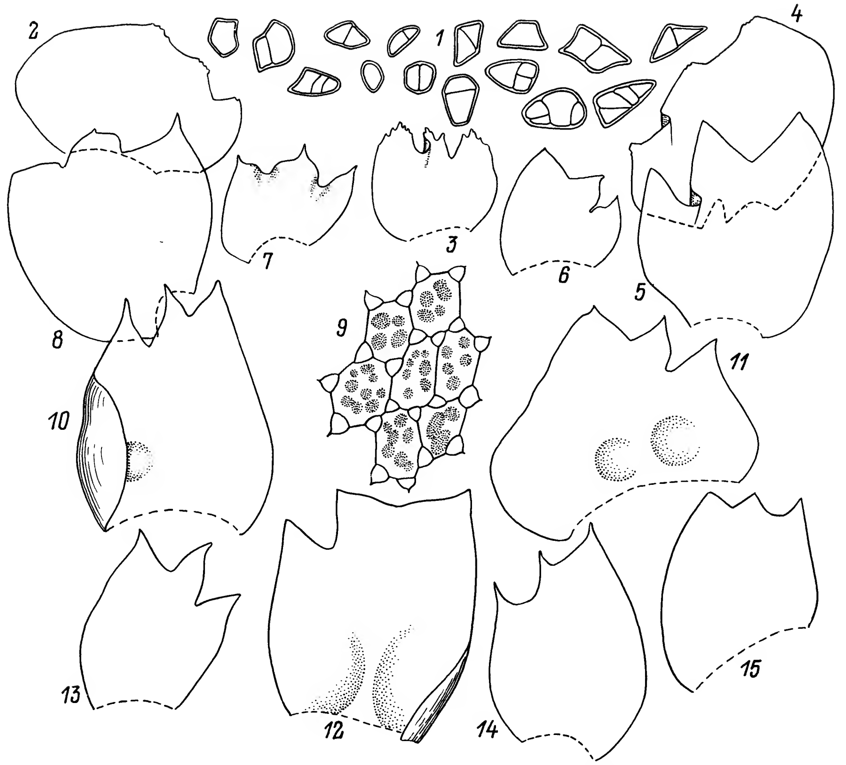


Рис. 2. *Tritomaria quinquedentata* var. *grandigemma (1—9)* и var. *quinquedentata* f. *gracilis (10—15)*. *1* — выводковые почки; *2—4* — почкующиеся листья; *5—8* — листья; *9* — клетки середины листа с масляными телами; *10—12* — ♂покровные листья; *13—15* — листья. *1* — ×200; *2—8* — ×14.8; *9* — ×300; *10—15* — ×56.

graminoso-caricoso-muscosa cum salicis nanis in parte inferiore declivis haud ardui ad lacum, 17 VII 1988, A. D. Potemkin; peninsula Yamal, regio ripae sinistrae fl. Laptajaha adjacens (68°20′ lat. bor., 73°15′ long. orient.) in tundra Nanobetuloso-caricosa muscosa, paludosa tumulis et demissionibus tecta, 23 VII 1979, O. V. Rebristaja; peninsula Yamal, in flexu medio fl. Matjujjaha (70°55′ lat. bor., 70°20′ long. orient.) in tundra caricoso-fruticulosa ad declive in vallem fluminis, VIII 1983, O. V. Rebristaja (LE).

Affinites. A var. *quinquedentata* gemmis majoribus interdum e cellulis 3—4 compositis, saepe apice caulium oriundis differt.

Растения от 1 мм шир. и 7 мм дл. до 2.5 мм шир. и 2.5 см дл., сходные по облику с *T. quinquedentata* var. *quinquedentata*, от зеленых до коричневато-желтых. Окраска брюшной части стебля и брюшных оснований листьев варьирует от зеленой до интенсивно желтой, желто-коричневой и (редко) красно-пурпурной. Листья, как правило, асимметричные, с шириной, превышающей длину (более симметричные и узкие у растений mod. *parvifolia*), с более сильно выпуклым брюшным краем, обычно с несколько более широкой брюшной лопастью и брюшной вырезкой, обычно с отогнутыми назад краями вырезок. Клеточная сеть, как у *T. quinquedentata* var. *quinquedentata*. Масляные тела по (3)5—8(9—12) в клетках середины листа, тонкозернистого строения, округлые, (3)4—6(9) мкм в диам., и продолговатые, 4—6×5—9 мкм. Выводковые почки развиваются часто, обильно или в небольших количествах, от желтоватых до желто-оранжевых и коричневых, иногда с примесью неокрашенных; 1—2(3—4)-клеточные, округлые и 3—4(5)-угольные, обычно с закругленными углами, редко (видимо, при сильном освещении и недостатке влаги) преимущественно с острыми выступающими углами, но тогда клеточные стенки в углах лишь слабо утолщены, (17)22—29(31—34)×16—20(25) мкм. Обильное образование выводковых почек ведет к редукции лопастей почкующихся листьев (при этом клетки в лопастях становятся равными по размерам клеткам середины листа) и образованию коротких тупых зубцов по краям лопастей.

Двудомное. ♀ покровные листья 3—4-лопастные, иногда с неясными зубцами по краю. Устье периантия с зубцами в 1—5 клеток длиной. Андроцеи, как у var. *quinquedentata*, но менее длинные, образованы 4—7 парами ♂ покровных листьев с 1—3 антеридиями в пазухах. Антеридии на полностью или частично 2-рядной ножке, около 31 мкм в диам., либо на 1-рядной, 22—24 мкм в диам. Тело зрелого антеридия 210—240×190—210 мкм. Антеридии обычно окружены волосковидными со слизистой папиллой на конце или ланцетными парафизами. Спорогоны неизвестны.

Синтипы: СССР, п-ов Ямал, в 15 км к северо-западу от пос. Мыс Каменный, недалеко от р. Хевесё (68°35′ с. ш., 73°20′ в. д.), в злаково-осоково-моховой тундре с ивкой в нижней части пологого склона к озеру, 17 VII 1988, А. Д. Потемкин; п-ов Ямал, левобережье р. Лаптаяха (68°20′ с. ш., 73°15′ в. д.), в ерниково-осоковой моховой западинно-бугорковой заболоченной тундре, 23 VII 1979, О. В. Ребристая; п-ов Ямал, среднее течение р. Матюйяха (70°55′ с. ш., 70°20′ в. д.), в осоково-кустарничковой тундре на склоне в долину реки, VIII 1983, О. В. Ребристая (LE).

Кроме того, таксон был собран на Ямале[2] в бассейне р. Харасавэй (71°10′ с. ш., 67°05′ в. д.), на пологом сфагново-ивнячковом склоне; в верхнем течении р. Тиутей (70°50′ с. ш., 69°45′ в. д.), в ерниковой бугорково-западинной тундре на длинном шлейфе склона в долину реки; в нижнем течении р. Хутыяха (68°45′ с. ш., 70°30′ в. д.), в злаково-разнотравной ерничково-ивнячковой гилокомиевой тундре на склоне сев.-сев.-зап. экспозиции; недалеко от р. Хевесё, во влажной пятнистой кустарничковой лишайниково-моховой тундре; в осоково-моховой бугристой тундре в лощине, на буграх; на берегу ручья на сыром бревне с большим наносом почвы; в нижнем течении р. Лаптаяха, в дриадово-кустарничковой мохово-лишайниковой бугорково-пятнистой тундре на пологом склоне водораздела и разнотравно-моховых ивняках в долине ручья. Разновидность обычно встречается в дернинах, реже в корках, чистыми пятнами и пучками, чаще вместе с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete, Lophozia groenlandica, L. excisa, Ptilidium ciliare, Sphenolobus minutus, Barbilophozia kunzeana* (Hüb.) K. Müll. Наиболее надежным признаком, отличающим var. *grandigemma* от других форм и разновидностей *T. quinquedentata*, является частая встречаемость более крупных, 1—2(3—4)-клеточных выводковых почек. Другие признаки — отогнутость краев вырезок листьев, строение андроцеев и ножки антеридия, — по-видимому, в определенной степени зависят от условий, в которых произрастают растения, и коррелируют с размерами растений (см. также Schuster, 1958; Kitagawa, 1966). По другим признакам принципиальных отличий от var. *quinquedentata* не обнаружено.

Данный таксон, как и типовая разновидность, характеризуется широким диапазоном изменчивости и варьирует от mod. *grandifolia-laxifolia-viridis* до mod. *parvifolia-subangustifolia-subaequiloba-colorata*. Чаще встречается mod. *densifolia*, реже mod. *laxifolia*. Растения mod. *densifolia-parvifolia-subangustifolia-subaequiloba-colorata-gemmipara* сильно конвергируют с *T. heterophylla*, от которой отличаются: 1) выводковыми почками обычно с закругленными, слабо выступающими углами (если выводковые почки с острыми выступающими углами, то клеточная стенка в углах у них слабо утолщена); 2) более мелкими клетками в лопастях листьев (за исключением листьев с редуцированными от обильного почкования лопастями); 3) несколько менее симметричными листьями; 4) устьем периантия, а также редкой встречаемостью пурпурной пигментации стебля на брюшной стороне и брюшных оснований листьев.

---

[2] Помимо Ямала *T. quinquedentata* var. *grandigemma* найдена в образцах из Северного Забайкалья. Привожу полностью район сбора и характеристику местообитания: Северное Забайкалье, Становое нагорье, Муйская котловина, окрестности пос. Таксимо, в рододендроновом лиственничнике по склону высокой террасы р. Муя, на выходах горных пород, на мелкоземистом субстрате, на открытом, освещенном месте, 13 VIII 1981, Т. Н. Отнюкова.

T. scitula (Tayl.) Jørg.

Вид приводился А. Л. Жуковой и О. В. Ребристой (1987) для о-ва Белый (73°15′ с. ш., 71°30′ в. д.). Автором он однажды отмечен в небольшом количестве в среднем течении р. Хабейяха (72°25′ с. ш., 72°10′ в. д.; арктические тундры) и многократно встречен в нижнем течении р. Юрибейтояха (69°45′ с. ш., 72°25′ в. д.; северные гипоарктические тундры), где был собран в виде отдельных стеблей и их пучков в моховых дернинах, корках и среди лишайников в ивняково-дриадовой тундре на заросшем оползневом глинистом склоне, на пятнах и стенках трещин в ивково-дриадовой пятнистой трещиноватой тундре, в нивальных сырых хвощевых ивняках на тиксотропных суглинках и разнотравно-хвощевых ивняках на крутом склоне над снежником. В качестве сопутствующих видов печеночных мхов отмечены: *Leiocolea heterocolpos* (Hartm.) Buch, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Scapania cuspiduligera* (Nees) K. Müll., *Sc. gymnostomophila* f. *incurva* (Bryhn) Schust., *Barbilophozia quadriloba* f. *glareosa*, *Tritomaria quinquedentata*, *Arnellia fennica*, *Sphenolobus minutus* var. *grandis* (Lindb.) Jørg. и некоторые другие.

Вид встречается постоянно с выводковыми почками. Растения из нижнего течения р. Юрибейтояха типичны. Однажды отмечена mod. *parvifolia-parviretis-colorata-gemmipara*.

Ниже приводится дихотомический ключ для определения видовых и внутривидовых таксонов подрода *Tritomaria*, известных из северных районов Голарктики, составленный с учетом изложенных данных о новых таксонах и об изменчивости видов подрода. В связи с тем что одним из важнейших признаков у *Tritomaria* является характер выводковых почек, при определении надо принимать во внимание следующую корреляцию: выводковые почки наиболее угловатые, с максимально утолщенными в углах клеточными стенками и наиболее интенсивно пигментированные наблюдаются у растений открытых, сильно освещенных, относительно сухих местообитаний (mod. *parvifolia-densifolia-colorata*) и наименее угловатые, с относительно слабо утолщенными в углах клеточными стенками и относительно слабо пигментированные — у растений затененных влажных местообитаний (mod. *viridis*).

1. Выводковые почки отсутствуют . . . . 2.

— Выводковые почки присутствуют (в крайнем случае при наличии достаточного количества гербарного материала, их можно найти в небольших количествах на ювенильных листьях отдельных растений . . . . . 4.

2. Ширина листьев заметно превышает их длину. Листья сильно асимметричные, с более сильно выступающим и длинным брюшным краем. Растения, как правило, крупные, 2—3.5(4) мм шир. . . . . 3.

— Ширина листьев не превышает или едва превышает их длину. Листья относительно слабо асимметричные. Брюшной край обычно мало отличается по длине и характеру выступания от спинного. Растения довольно мелкие, до 1.5 мм шир. . . . *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* f. *gracilis*

3. Листья цельнокрайные. Клетки средней части листа 18—30(37)×17—25 мкм . . . . . типичная *T. quinquedentata* (включая var. *turgida*[3])

---

[3] Как показал Р. Н. Шляков (1980), таксономический статус *T. quinquedentata* var. *turgida* и T. *quinquedentata* var. *dentata* весьма проблематичен. В настоящей работе я, следуя Шлякову (1980), не выделяю var. *turgida* и var. *dentata* как разновидности, а рассматриваю их в качестве модификаций типичной *T. quinquedentata* и *T. quinquedentata* var. *grandiretis* соответственно.

— Листья по краям (особенно на спинном крае) часто с небольшими, редко (у крупных растений) с крупными зубцами. Клетки средней части листа 30—42×(23)25—32 мкм . . . . *T. quinquedentata* var. *grandiretis* Buch et S. Arn. (включая var. *dentata* S. Arn.)[3]

4. Зрелые выводковые почки преимущественно угловатые, с более или менее выступающими углами . . . . 5.

— Зрелые выводковые почки округлые или угловатые с закругленными углами . . . . 9.

5. Зрелые выводковые почки обычно с сильно выступающими углами. Клеточные стенки в углах сильно утолщены. Устье периантия от городчато-зубчатого до почти цельнокрайного . . . . 6.

— Зрелые выводковые почки обычно со слабо выступающими углами. Клеточные стенки в углах умеренно или слабо утолщены. Устье периантия зубчатое или реснитчатое . . . . 7.

6. Лопасти листьев обычно внезапно заостренные. Вырезки листьев угловатые, их края отогнуты назад. Устье периантия городчато-зубчатое (зубцы образованы выступающими клетками или острыми их углами). Вторичная пигментация коричневая и пурпурно-красная . . . . типичная *T. heterophylla*

— Лопасти листьев тупые, закругленные или коротко заостренные. Вырезки листьев нередко закругленные, их края обычно не отогнуты назад. Устье периантия почти цельнокрайное (верхушки клеток устья закругленные). Вторичная пигментация бурая и пурпурно-фиолетовая . . . . *T. heterophylla* f. *anomala*

7. Листья 3-лопастные, кверху почти не суженные, ± почти симметричные. Спинная лопасть, как правило, не шиловидная . . . . 8.

— Листья 2—3-лопастные, кверху суженные, как правило, асимметричные, с сильно выступающим брюшным и часто прямым или слабовыпуклым спинным краем, обычно с шиловидной спинной лопастью . . . . *T. exsectiformis*

8. Выводковые почки без следов красной пигментации, 1—2(3—4)-клеточные. Вырезки листьев обычно угловатые, их края четко отогнуты назад . . . . *T. quinquedentata* var. *grandigemma* (mod. *parvifolia-densifolia-colorata* (*subaequiloba*))[4]

— Выводковые почки обычно красно-коричневые, 1—2-клеточные. Вырезки листьев большей частью закругленные, их края не отогнуты или слабо отогнуты назад . . . . *T. scitula*

9. Ширина листьев превышает их длину. Листья 3-лопастные, кверху почти не суженные. Ширина клеток середины листа более 18 мкм . . . . . 10.

— Ширина листьев значительно меньше их длины. Листья 2—3-лопастные, кверху суженные. Ширина клеток середины листа 8—15 мкм . . . . *T. exsecta*

10. Выводковые почки 15—20 мкм дл., 1—2-клеточные . . . . *T. quinquedentata* var. *quinquedentata*

— Выводковые почки в среднем 22—29 мкм дл., 1—2(3—4)-клеточные . . . . *T. quinquedentata* var. *grandigemma*.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность Р. Н. Шлякову за подготовку латинских диагнозов новых таксонов, О. В. Ребристой за предоставленные гербарные материалы, использованные при выполнении данной работы, и Т. Н. Отнюковой за образцы *T. quinquedentata* var. *grandigemma* из Северного Забайкалья.

---

[4] Форма, аналогичная *T. quinquedentata* var. *quinquedentata* f. *gracilis*, выводковые почки у которой, по-видимому, никогда не образуются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грибова С. А., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов междуречья рек Томбой-яха и Сё-яха (Центральный Ямал) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 5. С. 685—690. — *Жукова А. Л., Ребристая О. В.* К флоре печеночных мхов острова Белого (Карское море) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 208—213. — *Зиновьева Л. А.* К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1973. № 263. С. 14—37. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1980. 188 с. — *Kitagawa N.* A revision of the family *Lophoziaceae* of Japan and its adjacent regions. II // J. Hattori Bot. Lab. 1966. N 29. P. 101—149. — *Schuster R. M.* Notes on neoarctic *Hepaticae* XIII. The genus *Tritomaria* (*Lophoziaceae*) in Arctic Canada // Canad. J. Bot. 1958. Vol. 36, N 2. P. 269—288. — *Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Vol. 2. New York; London: Columbia Univ. Press, 1969. 1062 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1989.

УДК 005 : 576.16 : 582.542.1

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

Ю. А. Котухов

НОВЫЕ ВИДЫ ГИБРИДОГЕННОГО РОДА × *ELYMOTRIGIA* (*POACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

Ju. A. KOTUKHOV. THE NEW SPECIES OF THE HYBRIDOGENOUS GENUS × *ELYMOTRIGIA* (*POACEAE*) FROM THE WESTERN KAZAKHSTAN

Описаны 6 новых видов гибридогенного рода × *Elymotrigia* из Южного, Западного Алтая и Калбинского нагорья.

× Elymotrigia austroaltaica Kotuch. sp. hybr. nov. — Planta perennis, dense caespitosa, glauco-viridis. Culmi 100—140 cm alt., glabri et laeves. Folia plana, rarius laxe convoluta, supra scabra, subtus glabra et laevia. Spicae 8—20 cm lg., 0.6—0.8 cm lt., griseo-violaceae, erectae, haud densae. Spicae rachis glabra, secundum costas scabra. Glumae ellipticae, subito acutatae, secundum nervos scabrae, paulo inaequales, lemmatis sesqui breviores. Lemmata 8.5—10 mm lg., apice aristam 8.5—10 mm lg. paulo recurvatam gerentia, dorso plus minusve scabra ad in parte inferiore subglabra. Rachilla haud dense et breviter pilosa. Paleae secundum carinas scabrae, lemmatis paulo breviores. Callus breviter pilosus. Antherae ca, 2.5 mm lg.

Typus: Altaj australis, jugum altaj australis, depressio Bobrovskiensis in viciniis pag. Sorvenok, prata substepposa graminosa, 29 VIII 1984, J. Kotuchov (LE).

Area geographica. Montes Altaj australis.

Species hybridogena, probabiliter *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. × *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski.

Сизовато-зеленое, плотнодерновинное многолетнее растение. Стебли 100—140 см выс., голые и гладкие. Листья плоские, реже рыхло вдоль свернутые, сверху шероховатые, снизу голые и гладкие. Колосья 8—20 см дл., 0.6—0.8 см шир., серовато-фиолетовые, прямостоячие, негустые. Ось колоса голая, по ребрам шероховатая. Колосковые чешуи эллиптические, внезапно заостренные, по жилкам шероховатые, немного неравные, в 1.5 раза короче нижних цветковых чешуй. Нижние цветковые чешуи 8.5—10 мм дл., на верхушке с немного отогнутой в сторону остью 8—10 мм дл., на спинке более менее шероховатые до почти гладких в нижней части. Ось колоска негусто и коротковолосистая. Верхние цветковые чешуи по килям шероховатые, немного короче нижних цветковых чешуй. Каллус коротковолосистый. Пыльники около 2.5 мм дл.

Тип: Южн. Алтай, хр. Южн. Алтай, Бобровская впадина в окр. сел. Сорвенок, злаковые остепненные луга, 29 VIII 1984, Ю. Котухов (LE).

Географическое распространение. Горы Южн. Алтая.

Гибридогенный вид, вероятно, возникший от скрещивания *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. × *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski.

×Elymotrigia azutavica Kotuch. sp. hybr. nov. — Planta perennis, dense caespitosa, glauco-viridis. Culmi 100—130 cm alt., subglabri, tantum sub nodis paulo breviter pilosi. Folia plana, supra vulgo paulo scabra, subtus, glabra et laevia. Spicae 8—18 cm lg., 0.4—0.6 cm lt., erectae, sat haud densae, spiculis facile caducis. Spicae rachis glabra, secundum costas scabra. Glumae ellipticae, apice subito acutatae, arista 1—1.5 mm lg., gerentes, lemmatis sesqui breviores, secundum nervos sparse aculeolatae vel subglabrae. Rachilla brevissime aculeolata. Lemmata 8—10 mm lg., ovalia, apice acutata, arista 1—2 (3) mm lg. gerentia, glabra et laevia, rarius in dimidio superiore sparse aculeolata. Paleae secundum carinas breviter aculeolatae, lemmata subaequales. Callus subglaber, lateribus breviter pilosus. Antherae ad 3 mm lg.

Typus: Altaj australis, jugum Azutau, depressio Kyzylashensis, valle fl. Kaljdzhir, prata substepposa herboso-graminosa, 22 VII 1985, J. Kotuchov (LE, isotypus AA).

Affinitas. Specie *Elymus trachycaulus* (Link) Gould et Shinners s. l. affinis, sed plantae dimensionibus majoribus, antheris longioribus (3, non 1—2.3 mm lg.) et spicis laxioribus bene differt.

Area geographica. Montes Altaj australis.

Species hybridogena, probabiliter *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski s. l. × *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. s. str.

Сизовато-зеленое, плотнодерновинное многолетнее растение. Стебли 100—130 см выс., почти голые, лишь под узлами слегка коротковолосистые. Листья плоские, сверху обычно немного шероховатые, снизу голые и гладкие. Колосья 8—18 см дл., 0.4—0.6 см шир., прямостоячие, относительно негустые, с легко опадающими колосками. Ось колоса голая, по ребрам шероховатая. Колосковые чешуи эллиптические, на верхушке внезапно заостренные, с остью 1—1.5 мм дл., в 1.5 раза короче нижних цветковых чешуй, по жилкам с редкими шипиками или почти гладкие. Ось колоска усажена очень короткими шипиками. Нижние цветковые чешуи 8—10 мм дл., овальные, на верхушке заостренные, с остью 1—2 (3) мм дл., голые и гладкие, реже в верхней половине с редкими шипиками. Верхние цветковые чешуи по килям с короткими шипиками, почти равные нижним цветковым чешуям. Каллус почти голый, по бокам с короткими волосками. Пыльники до 3 мм дл.

Тип: Южн. Алтай, хр. Азутау, Кызылашинская впадина, долина р. Кальджир, остепненные разнотравно-злаковые луга, 22 VII 1985, Ю. Котухов (LE, изотип АА).

Паратип (paratypus): Южн. Алтай, хр. Азутау, Успенская впадина, долина р. Белезек, остепненные разнотравно-злаковые луга, 27 VII 1983, Ю. Котухов (АБС).

Родство. Близок *Elymus trachycaulus* (Link) Gould et Shinners s. l., но хорошо отличается большими размерами растений, более длинными пыльниками (3, а не 1—2.3 мм дл.) и более рыхлыми колосьями.

Географическое распространение. Горы Южн. Алтая.

Гибридогенный вид, по-видимому, возникший от скрещивания *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski s. l. × *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. s. str.

×Elymotrigia kalbica Kotuch. sp. hybr. nov. — Planta perennis, dense caespitosa. Culmi 100—110 cm alt. Folia plana, rarius convoluta, griseo-viridia, supra scabra. Spicae 10—25 cm lg., ca 0.6 cm lt., griseo-virides, erectae, sat haud densae. Spicae rachis plus minusve scabrae aculeolis brevibus, secundum costas aculeolis densioribus et longioribus. Glumae subaequales, ellipticae, apice acutatae, breviter aristatae (aristae ad 1.5 mm lg.), secundum nervos scabrae, lemmatis paulo breviores, intus sparse pilosae. Lemmata 9—11 mm lg., apice breviter aristata (aristae 2—3 mm lg.), in parte inferiore subglabra, in parte superiore scabra. Paleae lemmatis paulo breviores, secundum carinas scabrae. Rachilla dense, sed breviter pilosa. Callus pilosus, lateribus pilis longioribus. Antherae 1.5—1.7 mm lg.

Typus: Altaj kazachstanicus, elevatio Kalbensis, montes Kalbae Orientalis, in vicinis pag. Targyn, regio montana media, 1400 m s. m., declivitas substepposa lapidosa australi-occidentalis, 26 VII 1977, J. Kotuchov (LE, isotypus AA).

Affinitas. Specie *Elymus praecaespitosus* (Nevski) Tzvel. affinis, sed lemmatis in parte inferiore sublaevibus et glumis intus sparse pilosis differt.

Area geographica. Elevatio Kalbensis, montes Kalbae Orientalis.

Species hybridogena, probabiliter *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. s. l. × *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski s. l.

Многолетнее плотнодерновинное растение. Стебли 100—110 см выс. Листья плоские, реже свернутые, серовато-зеленые, сверху шероховатые. Колосья 10—25 см дл., около 0.6 см шир., серовато-зеленые, прямостоячие, относительно негустые. Ось колосьев более менее шероховатая от коротких шипиков, по ребрам с более густыми и более длинными шипиками. Колосковые чешуи почти одинаковой длины, эллиптические, на верхушке заостренные, короткоостистые (ости до 1.5 мм дл.), по жилкам шероховатые, немного короче нижних цветковых чешуй, с внутренней стороны рассеянно-волосистые. Нижние цветковые чешуи 9—11 мм дл., на верхушке короткоостистые (ости 2—3 мм дл.), в нижней части почти гладкие, в верхней шероховатые. Верхние цветковые чешуи немного короче нижних, по килям шероховатые. Ось колоска густо, но коротковолосистая. Каллус волосистый, по бокам с более длинными волосками. Пыльники 1.5—1.7 мм дл.

Тип: Казахстанский Алтай, Калбинское нагорье, горы Вост. Калбы, окр. с. Таргын, средний пояс, 1400 м над ур. м., юго-зап. каменистый остепненный склон, 26 VII 1977, Ю. Котухов (LE, изотип — AA).

Родство. Близок к *Elymus praecaespitosus* (Nevski) Tzvel, от которого отличается в нижней части почти гладкими нижними цветковыми чешуями и рассеянно-волосистыми с внутренней стороны колосковыми чешуями.

Географическое распространение. Калбинское нагорье, горы Вост. Калбы.

Гибридогенный вид, возникший от скрещивания *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. s. l. × *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski s. l.

× **Elymotrigia karakabinica Kotuch. sp. hybr. nov.** — Planta perennis, dense caespitosa. Culmi 90—110 cm alt. Folia plana, griseo-viridia, supra scabra, subtus vulgo laevia. Spicae 9—22 cm lg., ca. 1 cm lt., sat haud densae erectae. Spicae rachis secundum costas breviter et rigide ciliata. Glumae ellipticae, parum inaequalis, 7—9 mm lg., lemmatis vulgo breviores, acutatae, laeves vel secundum nervos sparse aculeolata. Rachilla aculeolis vel setis brevissimis tecta. Lemmata 8—10 mm lg., lanceolata, apice sensim angustata, aristis 6—11 mm lg., laevia vel in parte superiore plus minusve scabra. Paleae secundum carinas breviter aculeatae, lemmata subaequales. Callus breviter pilosus. Antherae ad 3.5 mm lg.

Typus: Altaj australis, jugum Tarbagataj, depressio Karakabinensis, 1700 m s. m., tumili herbosi morenici, prata graminosa sicca, 3 VIII 1985, J. Kotuchov (LE, isotypus — AA).

Area geographica. Montes Altaj australis.

Species hybridogena, probabiliter *Elymus fedtschenkoi* Tzvel. × *Elytrigia repens* (L.) Nevski s. l.

Многолетнее плотнодерновинное растение. Стебли 90—110 см выс. Листья плоские, серовато-зеленые, сверху шероховатые, снизу обычно гладкие. Колосья 9—22 см дл., около 1 см шир., относительно негустые, прямостоячие. Ось колосьев по ребрам короткожесткореснитчатая. Колосковые чешуи эллиптические, немного неравные, 7—9 мм дл., обычно короче нижних цветковых чешуй, заостренные, гладкие или с редкими шипиками по жилкам. Ось колоска усажена шипиками или очень короткими щетинками. Нижние цветковые чешуи 8—10 мм дл., ланцетные, на верхушке постепенно суженные, с остями 6—11 мм дл., гладкие или в верхней части более менее шероховатые. Верхние цветковые чешуи по килям с короткими шипиками, почти равные нижним. Каллус коротковолосистый. Пыльники до 3.5 мм дл.

Тип: Южн. Алтай, хр. Тарбагатай, Каракабинская впадина, 1700 м над ур. м., задерненные моренные бугры, суходольные злаковые луга, 3 VIII 1985, Ю. Котухов (LE, изотип — AA).

Географическое распространение. Горы Южн. Алтая.

Вероятно, происходит от скрещивания *Elymus fedtschenkoi* Tzvel. × *Elytrigia repens* (L.) Nevski s. l.

× **Elymotrigia kurtczumica Kotuch. sp. hybr. nov.** — Planta perennis, dense caespitosa, glauco-viridis. Culmi 70—90 cm alt., glabri et laeves. Folia plana, supra glabra. Spicae 7—15 cm lg., ca 0.5—0.7 cm lt., haud densae. Spicae rachis glabra, secundum costas scabra. Glumae ellipticae, apice subito acutatae, laeves, inaequales, lemmatis vulgo subduplo breviores. Lemmata 8—10 mm lg., apice aristata, aristis recurvatis ad 25 mm lg., plus minusve breviter aculeolata, interdum dorso subglabra. Rachilla brevissime pilosa. Paleae lemmatis subaequales, secundum carinas scabrae. Callus breviter pilosus. Antherae 2.5 mm lg.

Typus: Altaj australis, jugum Kurczumicum (brachia orientalia), vallis fl. Tautekeli, 1800 m s. m., tumuli herbosi morenici, prata substepposa graminosa, 3 VIII 1985, J. Kotuchov (LE).

Area geographica: Montes Altaj australis.

Species hybridogena, probabiliter *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski × *Elymus fedtschenkoi* Tzvel.

Плотнодерновинное, сизовато-зеленое многолетнее растение. Стебли 70—90 см выс., голые и гладкие. Листья плоские, сверху гладкие. Колосья 7—15 см дл., около 0.5—0.7 см шир., негустые. Ось колосков голая, по ребрам шероховатая. Колосковые чешуи эллиптические, на верхушке внезапно заостренные, гладкие, неравные, обычно почти в 2 раза короче нижних цветковых чешуй. Нижние цветковые чешуи 8—10 мм дл., на верхушке с отогнутой в сторону остью до 25 мм дл., более менее шероховатые от коротких шипиков, иногда на спинке почти гладкие. Ось колоска очень коротковолосистая. Верхние цветковые чешуи почти равны нижним, по килям шероховатые. Каллус коротковолосистый. Пыльники 2.5 мм дл.

Тип: Южн. Алтай, хр. Курчумский (восточные отроги), долина р. Таутекели, 1800 м над ур. м., задерненные моренные бугры, остепненные злаковые луга, 3 VIII 1985, Ю. Котухов (LE).

Географическое распространение. Горы Южн. Алтая.

Гибридогенный, широко распространенный в пределах Южн. Алтая вид, возникший от скрещивания *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski × *Elymus fedtschenkoi* Tzvel.

× **Elymotrigia leninogorica Kotuch. sp. hybr. nov.** — Planta perennis, dense caespitosa. Culmi 80—90 cm alt., glabri et laeves. Folia plana, rarius convoluta, supra secundum nervos scabra. Spicae 10—21 cm lg., ca. 0.4—0.6 cm lt., sat haud densae, parum nutantes, spiculis facile caducibus. Spicae rachis scabra, secundum costas breviter et rigide ciliata. Glumae ad 6 mm lg., elliptici, apice acutatae, breviter aristatae (aristae ad 2 mm lg.), secundum nervos scabrae, parum inaequales, lemmatis subduplo breviores. Lemmata 10—11 mm lg., sublaevia, in parte superiore sparse scabra, sensim angustata in aristam rectam ad 7 mm lg. Paleae lemmata subaequales, secundum carinas aculeolis brevibus crassis tectae. Rachilla scabra, aculeolis brevissimis. Callus subglaber, tantum lateribus pilis paucis brevibus tectus. Antherae 1—1.2 mm lg.

Typus: Altaj occidentalis, jugum Ivanovskiense, depressionis Leninogoricae margo boreali-orientalis, 1000 m s. m., ager derelictus, in ruderato, 20 VIII 1974, J. Kotuchov (LE, isotypus — AA).

Area geographica. Montes Altaj occidentalis.

Species hybridogena, *Elymus sibiricus* L. × *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski.

Многолетнее плотнодерновинное растение. Стебли 80—90 см выс., голые и гладкие. Листья плоские, реже вдоль свернутые, сверху по жилкам шероховатые. Колосья 10—21 см дл., около 0.4—0.6 см шир., относительно негустые, немного поникающие, с легко опадающими колосками. Ось колосьев шероховатая, по ребрам коротко- и жесткореснитчатая. Колосковые чешуи до 6 мм дл., эллиптические, на верхушке заостренные, короткоостистые (ости до 2 мм дл.), по жилкам шероховатые, немного неравные, почти в 2 раза короче нижних цветковых чешуй. Нижние цветковые чешуи 10—11 мм дл., почти гладкие, в верхней части рассеянно шероховатые, постепенно суженные в прямую ость до 7 мм дл. Верхние цветковые чешуи почти равные нижним, по килям с короткими толстыми шипиками. Ось колоска шероховатая, с очень короткими шипиками. Каллус почти голый, лишь по бокам с немногими короткими волосками. Пыльники 1—1.2 мм дл.

Тип: Зап. Алтай, хр. Ивановский, сев.-вост. окраина Лениногорской впадины, 1000 м над ур. м., залежь, среди сорной растительности, 20 VIII 1974, Ю. Котухов (LE, изотип — AA).

Географическое распространение. Горы Зап. Алтая.

Гибридогенный вид, возникший от скрещивания *Elymus sibiricus* L. × *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski.

За просмотр новых таксонов и ценные замечания выражаю свою признательность Н. Н. Цвелеву.

Алтайский ботанический сад АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 24 IV 1990.

УДК 582.998 (571.6)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

Л. В. Аверьянов

СИСТЕМА ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА. ПОДСЕМЕЙСТВО *EPIDENDROIDEAE*, ТРИБЫ *VANILLEAE*, *GASTRODIEAE*, *EPIPOGIEAE*, *ARETHUSEAE* И *COELOGYNEAE*

L. V. AVERYANOV. THE SYSTEM OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) OF THE VIETNAMESE FLORA. THE SUBFAMILY *EPIDENDROIDEAE*, THE TRIBES *VANILLEAE*, *GASTRODIEAE*, *EPIPOGIEAE*, *ARETHUSEAE* AND *COELOGYNEAE*

Очередная публикация системы орхидных Вьетнама (Аверьянов, 1990) посвящается первым 5 трибам наиболее крупного подсемейства *Epidendroideae* Lindl. Приводятся ключи для определения родов и надродовых таксонов, их диагнозы, сведения о распространении, объеме и хромосомных числах.

Subfam. *Epidendroideae* Lindl. 1821, Collect. Bot. App. § *Epidendreae* (sub «*Epidendreae*»). — Subfam. *Malaxidoideae* Burnett, 1835, Outlines Bot. : 461 (sub «*Malaxidae*»). — Subfam. *Arethusoideae* Endl. 1837, Gen. Pl. : 216 (sub «*Arethuseae*»).

Typus: *Epidendrum* L.

Многолетние эпифитные, реже наземные, очень редко лиановидные сапрофитные травы. Стебель симподиально нарастающий, травянистый, зеленый или одревесневающий, прямостоячий, поникающий, редко лиановидный, нарастающий моноподиально. Обычно несколько или одно междоузлие более или менее сильно утолщается, образуя подземный сочный клубень или надземный запасающий орган, так называемую псевдобульбу или туберидий; нередко стебель видоизменяется до ползучего корневища, на котором располагаются овальные или сферические псевдобульбы, состоящие из одного междоузлия и несущие 1—2 апикально расположенных листа. Корни многочисленные, расположенные в узлах побега, воздушные корни часто покрыты толстым слоем мертвой губчатой ткани, так называемым веламеном. Листья конволютные или дупликатные, чаще кондупликатные, реже пликатные, большей частью двурядно черепитчато расположенные, обычно с сочленением в основании листовой пластинки, редко без сочленения, изредка мясистые, суккулентные, цилиндрические или чечевицеобразные, очень редко листья отсутствуют и ассимилирующую функцию берет на себя зеленый стебель. Соцветие терминальное или боковое, чаще это малоцветковая, прямостоячая или поникающая рыхлая кисть, но нередко кисть густая, многоцветковая или редуцирована до 1—2 цветков. Цветки разнообразной окраски, по величине от мелких до крупных, спирально расположенные, резко зигоморфные, большей частью ресупинатные. Листочки околоцветника свободные или различным образом срастаются между собой; боковые листочки наружного круга, срастаясь под губой своими краями, нередко образуют подобие широкого шпорца, так называемый ментум. Губа разнообразной формы, обычно несет на своей поверхности различные выросты, в основании нередко продолжена в шпорец, плотно прирастая при этом к основанию колонки, или без шпорца, подвижно сочленяется с верхушкой более или менее длинного выроста основания колонки. Пыльник прямостоячий только на начальной стадии своего развития, позднее он сгибается над колонкой, образуя на ее верхушке подобие легко снимающейся крышечки или колпачка, так называемый оперкулюм. Поллинии обычно плотные, восковидные, в числе 2, 4, 6 или 8, пластинчатые или булавовидные, обычно сжатые с боков, с небольшими каудикулами или чаще без них, прилипальца есть или отсутствуют, тегула либо хамулюс встречаются как очень редкое исключение; очень редко пыльца в виде монад или тетрад собрана в рыхлые крахмалистые недифференцированные комочки, лишенные каудикул и прилипалец (*Vanilla* Mill.). Поверхность поллиниев и пыльцевых зерен с очень разнообразно скульптурированной поверхностью (Williams, Broome, 1976; Zavada, 1983). Клювик обычно небольшой, в виде простой пластинки, отделяющей пыльник от рыльца. Колонка укороченная или вытянутая, иногда по бокам крылатая или с крупными апикальными выростами, так называемыми стелидиями. Рыльце большей частью в виде вогнутой ямки, цельное, реже лопастное. Завязь одногнездная с париетальной плацентацией, очень редко трехгнездная (*Vanilla* Mill.). Плод сухая коробочка, очень редко плод сочный ягодообразный (*Galeola* Lour., *Vanilla* Mill.). Семена мелкие, очень многочисленные, веретеновидные; семенная кожура пленчатая, редко теста плотная, иногда крылатая (*Vanilla* Mill., *Galeola* Lour.). Хромосомы преимущественно мелкие, реже крупные в числе 16—20, 24—32, 36—44, 48, 50, 54—58, 64, 68, 72, 108, 144, 150.

Тропические, субтропические и умеренные области всех материков, бореальные районы Северного полушария.

220 : 10 000 [47 : 422].[1]

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТРИБ ПОДСЕМЕЙСТВА *EPIDENDROIDEAE* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Пыльца в пыльнике представлена недифференцированной массой или 2—4 мягкими, крахмалистыми поллиниями, в которых пыльцевые зерна иногда собраны в многочисленные маленькие пакеты; каудикулы отсутствуют; листья в основании без сочленения, иногда они видоизменены в бурые пленчатые чешуи . . . . 2.

---

[1] Числами, разделенными двоеточием, здесь и далее указано число родов и видов, включаемых в данный таксон, в квадратных скобках приведены те же сведения для флоры Вьетнама.

— Пыльца в 8 мягких, крахмалистых поллиниях, при этом она иногда собрана в многочисленные маленькие пакеты, или поллинии плотные, восковидные; каудикулы имеются; листья в основании обычно с сочленением . . . . 3.

2. Поллинии мягкие, крахмалистые, с однородной поверхностью . . . . Trib. 1. *Vanilleae* Blume.

— Пыльца в поллиниях собрана в многочисленные маленькие пакеты . . . . Trib. 2. *Gastrodieae* Lindl.

3. Пыльца в поллиниях собрана в многочисленные маленькие пакеты; безлистные, безхлорофильные, сапрофитные растения . . . . Trib. 3. *Epipogieae* Parl.

— Поллинии крахмалистые, большей частью с однородной поверхностью или плотные, восковидные, редко состоят из многочисленных маленьких пакетов пыльцы; растения с нормальными зелеными листьями . . . 4.

4. Поллиниев 2—4, без каудикул, редко с прилипальцем или тегулой . . . . 5.

— Поллиниев (2) 4—8, с отчетливой, хотя иногда очень маленькой каудикулой . . . . 6.

5. Колонка с хорошо развитым длинным, вперед направленным выростом основания; листья всегда кондупликатные; поллинии не булавовидные . . . . Trib. 7. *Epidendreae* Humb., Bonpl. et Kunth.

— Колонка без длинного выроста или с очень незначительным выростом основания; листья чаще пликатные или кондупликатные; поллинии большей частью булавовидные . . . . Trib. 6. *Malaxideae* Lindl.

6. Поллиниев обычно (4) 8, большей частью они мягкие, однородно крахмалистые или состоящие из многочисленных маленьких пакетов пыльцы; растения большей частью наземные, обычно имеют сочный подземный клубень; листья пликатные или кондупликатные, черепитчато расположенные на утолщенном стебле . . . . Trib. 4. *Arethuseae* Lindl.

— Поллиниев 2—8, большей частью они твердые, восковидные; растения эпифитные с псевдобульбами, утолщенным или тонким стеблем; листья редко кондупликатные . . . . 7.

7. Поллинии, налегающие друг на друга; стебель тонкий ползучий; псевдобульбы состоят из одного междоузлия; листья дупликатные, в числе 2; соцветие терминальное . . . . Trib. 5. *Coelogyneae* Pfitz.

— Поллинии не налегают друг на друга, прилегающие друг к другу продольно; стебель большей частью прямостоячий, тонкий или булавовидно утолщенный, утолщения состоят из нескольких междоузлий; листья двурядно расположенные, многочисленные; соцветие боковое . . . . Trib. 7. *Epidendreae* Humb., Bonpl. et Kunth.

Trib. 1. *Vanilleae* Blume, 1835, Rumphia 1 : 196.

Typus: *Vanilla* Mill.

Для представителей трибы характерны мягкие, крахмалистые, обычно очень слабо дифференцированные пыльцевые массы, лишенные каудикул и прилипалец. В цветке происходит значительное срастание губы с колонкой. Высокой специализации достигает стебель: он становится утолщенным, лиановидным, что сочетается с постепенной редукцией листьев и переходом к сапрофитному образу жизни. Редкой особенностью является появление (или сохранение как пример гетеробатмии?) у некоторых родов трибы сочного плода и утраты семенем высоко специализированной пленчатой оболочки, столь характерной для большинства орхидных.

Тропические области всех материков.

15 : 240 [4 : 7].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДТРИБ ТРИБЫ *VANILLEAE* BLUME ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Плод сочный, ягодообразный, нераскрывающийся; семена без крыльев; растения с зеленым стеблем и нормальными зелеными листьями или безлистные сапрофиты . . . . Subtrib. 1. *Vanillinae* Lindl.
— Плод сухая, раскрывающаяся коробочка; семена с широкой крыловидной тестой, двунадрезанной на полюсах; бесцветные, безлистные сапрофиты . . . . Subtrib. 2. *Galeolinae* Garay.

Subtrib. 1. *Vanillinae* Lindl. 1840, Gen. Sp. Orch. Pl. : 429 (sub «*Vanilleae*»).
Typus: *Vanilla* Mill.

Кустарниковидные, наземные травы, травянистые, часто сапрофитные безлистные лианы. Стебель мясистый, зеленый или бесцветный. Листья мясистые, конволютные, кондупликатные, с сетчатым жилкованием, спирально или почти двурядно расположенные, в основании без сочленения, часто видоизменены в бесцветные чешуи. Соцветие терминальная или боковая рыхлая кисть. Цветки по величине от мелких до крупных, ресупинатные, опадающие. Губа воронковидная, частично срастается с вытянутой колонкой, остальные листочки околоцветника свободные. Пыльник терминальный, более или менее согнутый. Пыльца порошковатая, состоящая из отдельных пыльцевых зерен или тетрад, собранная в крахмалистые мягкие массы, не имеющие ни каудикул, ни прилипалец. Рыльце цельное или трехлопастное. Завязь одногнездная или трехгнездная с париетальной плацентацией. Плод сочный, ягодообразный, не раскрывающийся. Семена с твердой оболочкой, без крыльев. 2n=28—32.

Тропические области всех материков.

5 : 140 [2 : 5].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *VANILLINAE* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Растения автотрофные с зеленым стеблем и нормально развитыми листьями . . . . 1. *Vanilla* Mill.
— Растения бесхлорофильные, сапрофитные, листья редуцированы до бурых чешуй . . . . 2. *Cyrtosia* Blume.

1. *Vanilla* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr. ed. 4; Seidenf. 1978, Dansk. Bot. Ark. 32, 2 : 138—146.
Lectotypus: *Vanilla mexicana* Mill.

Тропические области всех материков. 70 [4].

2. *Cyrtosia* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 6; id. 1825, ibid. 8 : 396.
Lectotypus: *Cyrtosia javanica* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 2 [1].

Subtrib. 2. *Galeolinae* Garay, 1986, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 30, 4 : 233.
Typus: *Galeola* Lour.

Сапрофитные, безлистные, травянистые лианы, достигающие иногда гигантских размеров. Стебель мясистый, бесцветный, с листьями, редуцированными до бурых чешуй. Соцветие терминальная или боковая рыхлая кисть. Цветки по величине от маленьких до крупных, ресупинатные, опадающие. Губа воронковидная, частично срастается с вытянутой колонкой, остальные листочки околоцветника свободные. Пыльник терминальный, более или менее согнутый. Пыльца порошковатая, состоящая из отдельных пыльцевых зерен или тетрад, собрана в мягкие крахмалистые массы, не имеющие ни каудикул, ни прилипалец. Рыльце цельное или трехлопастное. Завязь одногнездная или трехгнездная с париетальной плацентацией. Плод сухая раскрывающаяся створками коробочка. Семена с широкой, уплощенной, крыловидной тестой, двунадрезанной на полюсах. 2n=28, 30.

Тропические области всех материков.
2 : 30 [2 : 2].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *GALEOLINAE* GARAY ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Растение с лиановидным стеблем; ось соцветия голая; листочки околоцветника тонкие, голые; колонка тонкая, вытянутая, прямостоячая; губа тонкая, эластичная . . . . 2. *Erythrorchis* Blume.
— Растение с более или менее прямостоячим стеблем; ось соцветия войлочно-опушенная; листочки околоцветника мясистые, мелкоопушенные; колонка более или менее толстая, немного изогнутая, булавовидная; губа мясистая, чашевидная или мешковидная, хрупкая . . . . . 1. *Galeola* Lour.

1. *Galeola* Lour. 1790, Fl. Cochinchin. : 520; Seidenf. 1978, Dansk Bot. Ark. 32, 2 : 129—137.

Typus: *Galeola nudifolia* Lour.

Мадагаскар, Маскаренские и Сейшельские острова, континентальная тропическая и субтропическая Азия, Индонезия, Филиппины, Сев. Австралия. 25—30 [1].

2. *Erythrorchis* Blume, 1837, Rumphia 1 : 200.

Typus: *Erythrorchis altissima* (Blume) Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 4 [1].

Trib. 2. *Gastrodieae* Lindl. 1821, Collect. Bot. App. — Trib. *Pogonieae* Dunsterville et Garay, 1961, Venez. Orch. 2 : 28, nom. nud.

Typus: *Gastrodia* R. Br.

Для большинства представителей трибы характерен переход к сапрофитному, а при этом иногда даже целиком подземному образу жизни (*Cryptanthemis* Rupp., *Rhizanthella* R. S. Rogers) с образованием сочного сферического или продолговатого подземного клубня. Параллельно этому наблюдается процесс последовательного срастания листочков околоцветника в почти замкнутую трубку и общее упрощение обычно самоопыляющегося цветка. Семена веретеновидные, с пленчатой тестой, очень редко семена сферические, относительно крупные, с плотной семенной кожурой (*Rhizanthella* R. S. Rogers). 2n=16, 18, 36, 40, 54, 72, 108, 144, 150.

Тропические области всех материков.
9 : 132 [2 : 4].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДТРИБ ТРИБЫ *GASTRODIEAE* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Наружные листочки околоцветника свободные; растение с нормально развитым зеленым листом. . . . . . Subtrib. 1. *Nerviliinae* Schlechter.
— Наружные листочки околоцветника срастаются в трубку; безлистный, бесхлорофильный сапрофит . . . . Subtrib. 2. *Gastrodiinae* Lindl.

Subtrib. 1. *Nerviliinae* Schlechter, 1926, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 9 : 571.

Typus: *Nervilia* Comm. ex Gaud.

Наземные травы с сочным, сферическим, подземным клубнем. Цветоносный стебель и единственный лист развиваются в разное время. Лист почти округлый, в основании глубоко сердцевидный, конволютный, пликатный, в основании без сочленения. Соцветие терминальная немногоцветковая рыхлая кисть. Цветки средних размеров, ресупинатные. Листочки околоцветника свободные. Колонка вытянутая с отогнутым пыльником. Поллинии в числе 2, без каудикул и прилипалец, составлены многочисленными маленькими пакетами пыльцы. Рыльце цельное. 2n=54, 72, 108, 144.

Тропические области Азии и Африки.

1 : 80 [1 : 3].

Монотипная подтриба.

1. *Nervilia* Gaudich. 1827, in Freycinet, Voyage Uranie Physicien. Bot. Pl. 35; id. 1829, ibid. : 421, nom. conserv.; Seidenf. 1978, Dansk Bot. Ark. 32, 2 : 147—170.

Typus: *Nervilia aragoana* Gaudich.

Тропические области Восточного полушария. 40 [3].

Subtrib. 2. *Gastrodiinae* Lindl. 1840, Gen. Sp. Orch. Pl. : 383.

Typus: *Gastrodia* R. Br.

Сапрофитные, безлистные травы с мясистым подземным сферическим или коралловидным клубнем. Соцветие терминальная рыхлая кисть, реже цветонос одноцветковый. Цветки маленькие или средней величины, большей частью ресупинатные. Листочки околоцветника обычно срастаются в трубку. Колонка вытянутая, часто крылатая, обычно с выраженным отростком основания. Пыльник терминальный, отогнутый. Поллинии в числе 2, составлены многочисленными маленькими пакетами пыльцы, с прилипальцами или без них. Рыльце цельное, иногда смещено к основанию колонки. 2n=16, 18, 36, 40, 150.

Тропические области всех материков, но преимущественно Азия, Индонезия и Австралия.

6 : 50 [1 : 1].

Во флоре Вьетнама только один род.

1. *Gastrodia* R. Br. 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl. : 330.

Typus: *Gastrodia sesamoides* R. Br.

Континентальная Вост. Азия, Индонезия, Новая Зеландия. 20 [1].

Trib. 3. *Epipogieae* Parl. 1858, Fl. Ital. 3 : 388 (sub «*Epipogoneae*»). — Subtrib. *Epipoginae* Schlechter, 1926, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 9 : 571 (sub «*Epipogoneae*»).

Typus: *Epipogium* Gmel. ex Borkh.

Безлистные, бесхлорофильные наземные травы с подземным сферическим или коралловидно рассеченным клубнем и нитевидными столонами. Цветонос мясистый, сочный, в основании утолщенный, с одним или несколькими спирально расположенными цветками. Цветки по величине от мелких до средних, ресупинатные или нересупинатные. Листочки околоцветника свободные; губа более или менее плоская или вздутая, с мешковидным шпорцем. Колонка короткая, с цельным рыльцем в своем основании. Пыльник мясистый, наклоненный или относительно прямостоячий. Каждый из 2 поллиниев с каудикулой и общим прилипальцем, составлен многочисленными маленькими пакетами пыльцы. 2n=68.

Тропические, субтропические и умеренные области Евразии и Африки.

2 : 3 [1 : 1].

Монотипная триба. Во флоре Вьетнама только один род.

1. *Epipogium* Gmel. ex Borkn. 1792, Tentam. Disp. Pl. Germ. : 139. — *Epipogum* Rich. 1817, Orch. Eur. Annot. : 20. — *Epipogon* C. Patze et al. 1850, Fl. Prov. Prenssen : 93.

Typus: *Epipogium aphyllum* Sw.

Тропическая Африка, Евразия. 2 [1].

Trib. 4. *Arethuseae* Lindl. 1821, Collect. Bot. App.; Reichenb. f. 1868, in Seemann, Fl. Vitiensis : 295.

Typus: *Arethusa* L.

Относительно слабо продвинутые роды, составляющие трибу, представляют начальные этапы различных путей специализации, ведущей к появлению всего дальнейшего разнообразия подсемейства *Epidendroideae* Lindl. Для них характерен переход от крахмалистых, недифференцированных поллиниев к поллиниям относительно твердым, восковидным; появление наряду с тростниковидным стеблем пока еще слабо специализированных псевдобульб и постепенный переход от наземного к эпифитному обитанию; различные варианты срастания листочков околоцветника, большей частью с образованием ментума; плотное срастание губы и колонки своими основаниями или, напротив, формирование более или менее развитого выроста основания колонки, с верхушкой которого губа приходит в подвижное эластичное сочленение; переход от пликатных листьев к кондупликатным. 2n= 32, 36—44, 48, 50, 58.

Тропические области всех материков, субтропические районы Северного полушария.

35 : 540 [15 : 52].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДТРИБ ТРИБЫ *ARETHUSEAE* LINDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Стебель утолщенный, мясистый, из многочисленных междоузлий, более или менее равномерно олиственен, в основании без утолщения; листья кондупликатные, двурядно расположенные, опадающие; соцветие терминальное; растения эпифитные или наскальные . . . . Subtrib. 1. *Thuniinae* Schlechter.

— Стебель тонкий, травянистый или тростниковидный, равномерно олиствен или листья сближены к основанию стебля, где обычно из нескольких междоузлий образуется более или менее крупная псевдобульба или подземный клубень; листья обычно пликатные, спиральные, редко кондупликатные, двурядно расположенные, неопадающие; соцветие обычно боковое, редко терминальное; растения большей частью наземные . . . . Subtrib. 2. *Bletiinae* Benth.

Subtrib. 1. *Thuniinae* Schlechter, 1914, Orch. : 246. — Trib. *Thunieae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch. : 100 (sub «*Thuniinae*»).

Typus: *Thunia* Reichenb. f.

Крупные эпифитные или наскальные травы с толстым мясистым стеблем. Листья сизоватые, двурядно расположенные, дупликатные, кондупликатные. Соцветие поникающая терминальная малоцветковая кисть. Цветки крупные, спирально расположенные, ресупинатные. Листочки околоцветника свободные; губа воронковидная. Колонка вытянутая, с цельным рыльцем. Пыльник вентральный, наклоненный. Поллинии в числе 4—8, вытянутые, мягкие, крахмалистые. 2n=42.

Тропическая Азия.

1 : 6 [1 : 2].

Монотипная подтриба.

1. *Thunia* Reichenb. f. 1852, Bot. Zeit. 10 : 764; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 10—15.

Typus: *Thunia alba* (Lindl.) Reichenb. f.

Континентальная тропическая Азия. 4 [2].

Subtrib. 2. *Bletiinae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 287 (sub «*Bletieae*»). — Subtrib. *Calanthinae* Lindl. 1846, Veget. Kingd. : 182 (sub «*Calanthidae*»), nom. nud. — Trib. *Bletieae* Benth. 1873, Fl. Austr. 6 : 270, 302 (sub «*Bletideae*»). — Trib. *Phajeae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 102 (sub «*Phajinae*»). — Subtrib. *Bletillinae* Schlechter, 1914, Orch.: 106. — Subtrib. *Phajinae* Schlechter, 1914, l. c.: 301. — Trib. *Nephelaphylleae* Holttum, 1953, Fl. Mal. 1 : 174 (sub «*Nephelaphyllum* tribe»), nom. invalid. — Trib. *Arundineae* Holttum, 1953, l. c.: 182 (sub «*Arundina* tribe»), nom. invalid.

Typus: *Bletia* Ruiz et Pavon.

Наземные, редко эпифитные или сапрофитные травы с травянистым или тростниковидным стеблем, в основании которого из нескольких междоузлий образуется псевдобульба или подземный клубень. Листья конволютные, пликатные, редко кондупликатные, двурядно расположенные, в основании обычно с сочленением. Соцветие боковая, редко терминальная кисть. Цветки спирально расположенные, по величине от мелких до крупных, ресупинатные или нересупинатные. Листочки околоцветника свободные или более или менее срастаются; губа нередко массивно срастается с основанием колонки и продолжена в длинный шпорец или без шпорца, подвижно сочленена с верхушкой длинного выроста основания укороченной или вытянутой колонки. Пыльник терминальный, согнутый. Поллинии в числе 8, редко 4, сжатые с боков или булавовидные, мягкие, крахмалистые, часто с общей каудикулой, иногда имеется прилипальце. Рыльце цельное. 2n=32, 36—44, 48, 50.

Тропические области всех материков, субтропические районы Азии и Сев. Америки.

26 : 380 [14 : 50].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *BLETIINAE* BENTH. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Поллиниев 8; колонка цветка располагается более или менее параллельно завязи . . . . 2.

— Поллиниев 4; колонка цветка повернута перпендикулярно завязи . . . . 10. *Anthogonium* Wall. ex Lindl.

2. Стебель высокий, тонкий, тростниковидный, с многочисленными двурядно расположенными жесткими кондупликатными листьями; соцветие терминальное . . . . 1. *Arundina* Blume.

— Стебель большей частью короткий, утолщенный, мясистый, не тростниковидный, с одним или небольшим числом мягких пликатных листьев, соцветие боковое, очень редко терминальное . . . . 3.

3. Соцветие терминальное; губа без шпорца . . . . . 7. *Bletilla* Reichenb. f.

— Соцветие боковое, очень редко терминальное, но тогда губа с отчетливым шпорцем в основании . . . . 4.

4. Побег с одним листом, лист широкий на выраженном черешке или сидячий, на черешковидной псевдобульбе . . . . 5.

— Побег с двумя или более листьями, если лист один, то он линейный . . . 8.

5. Лист в основании сердцевидный . . . . 6.

— Лист в основании не сердцевидный . . . . 4. *Tainia* Blume.

6. Цветки не ресупинатные, с коротким толстым шпорцем . . . . 3. *Nephelaphyllum* Blume.

— Цветки ресупинатные, без шпорца или с длинным тонким шпорцем . . . 7.

7. Губа в основании без шпорца . . . . 2. *Mischobulbon* Schlechter.

— Губа в основании с длинным тонким шпорцем . . . . 6. *Hancockia* Rolfe.

8 (4). Губа подвижно сочленена своим основанием с верхушкой выроста основания колонки . . . . 9.

— Губа неподвижно срастается с основанием колонки . . . . 10.

9. Лепестки, кроме губы, почти на 2/3 срастаются, образуя широкую трубку; цветки и ось соцветия голые . . . . . . 14. *Acanthephippium* Blume.

— Листочки околоцветника свободные, снаружи, как и ось соцветия, опушенные . . . . 5. *Eriodes* Rolfe.

10. Растение с сочным подземным, веретеновидным или округлым клубнем и травянистым цветоносом; листья линейные или узколанцетные . . . 11.

— Растение без подземного клубня, стебель толстый, сочный, олиственный, иногда в виде крупной надземной псевдобульбы с травянистым цветоносом; листья от широко ланцетных до яйцевидных . . . . 12.

11. Соцветие многоцветковая кисть; листочки околоцветника до 10 мм дл.; эпихилий по всей своей длине с 3—5 продольными бородавчатыми валиками . . . . 8. *Pachystoma* Blume.

— Соцветие малоцветковая кисть, большей частью всего с 2—5 цветками; листочки околоцветника 15—20 мм дл.; эпихилий в своем основании с двумя короткими крупными выростами и иногда с 1—3 продольными линейными

килями, идущими от основания эпихилия до его середины . . . . 9. *Spathoglottis* Blume.
12. Колонка почти по всей своей длине срастается с краями гипохилия . . . . 13. *Calanthe* R. Br.
— Колонка срастается с губой только в своем основании . . . . . . 13.
13. Губа в основании со шпорцем . . . . 12. *Phaius* Lour.
— Губа в основании чашевидная, без шпорца . . . 11. *Gastrorchis* Schlechter.

1. *Arundina* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 73; id. 1825, ibid. 8 : 401.

Typus: *Arundina speciosa* Blume = *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана. 2 [2].

2. *Mischobulbon* Schlechter, 1911, Feddes Repert. (Beih.) 1 : 98; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 24—26. — *Mischobulbum* Rolfe, 1912, Orch. Rev. 20 : 127, orth. var.

Lectotypus: *Mischobulbon scapigerum* (Hook. f.) Schlechter.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 5—6 [2].

3. *Nephelaphyllum* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 22; id. 1825, ibid. 8 : 372; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 21—23.

Lectotypus: *Nephelaphyllum pulchrum* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 16—17 [2].

4. *Tainia* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 48; id. 1825, ibid. 7 : 354; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 27—37. — *Ania* Lindl. 1831, Gen. Sp. Orch. Pl.: 129. — *Mitopetalum* Blume, 1856, Mus. Bot. Lugd. Bat. 2 : 185. — *Ascotainia* Ridl. 1907, Mat. Fl. Mal. Pen. 1 : 115.

Typus: *Tainia speciosa* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана. 25 [7].

5. *Eriodes* Rolfe, 1915, Orch. Rev. 23 : 326; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 65. — *Erioidea* Griff. 1848, Itin. Not. : 83; id. 1851, Icon. Pl. Asiat. 3, tab. 302, nom. ambig. rej. — *Eriae* Griff. 1851, Not. Pl. Asiat. 3 : 308, nom. ambig. rej. — *Tainiopsis* Schlechter, 1915, Orch. 9 : 9, non Hayata, 1914. — *Neotainiopsis* Raizada et Bennet, 1981, Ind. Forest. 107 : 433.

Typus: *Eriodes barbata* (Lindl.) Rolfe.

Континентальная Юго-Вост. Азия. 1 [1].

6. *Hancockia* Rolfe, 1903, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 36 : 20.

Typus: *Hancockia uniflora* Rolfe.

Южный Китай, Вьетнам. 1 [1].

7. *Bletilla* Reichenb. f. 1853, Fl. Serr. Jard. Eur. 8 : 246, nom. conserv.

Typus: *Bletilla gebina* (Lindl.) Reichenb. f. = *Bletilla striata* (Thunb.) Reichenb. f.

Континентальная Вост. Азия, Тайвань. 8—10 [1].

8. *Pachystoma* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 29; id. 1825, ibid. 8 : 376; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 54. — *Apatura* Lindl. 1831, Gen. Sp. Orch. Pl. : 130—131. — *Pachychilus* Blume, 1856, Mus. Bot. Lugd. Bat. 2 : 173.

Typus: *Pachystoma pubescens* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Тайвань, Хайнань, Индонезия, Филиппины, Сев. Австралия, Новая Каледония, острова западной части Тихого океана. 1 [1].

9. *Spathoglottis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 76; id. 1825, ibid. 8 : 400; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 57—64.

Typus: *Spathoglottis plicata* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Сев. Австралия, острова западной части Тихого океана. 50 [5].

10. *Anthogonium* Wall. ex Lindl. 1840, Gen. Sp. Orch. Pl. : 425; Lindl. 1832, in Wall. Cat. 7398, nom. nud.

Typus: *Anthogonium gracile* Wall. ex Lindl.

Сев.-Вост. Индия, Непал, Бутан, континентальная Юго-Вост. Азия. 1 [1].

11. *Gastrorchis* Schlechter, 1924, Feddes Repert. (Beih.) 33 : 166. — *Gastorkis* Thouars, 1809, Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom. (Paris) 1 : 317, nom. ambig. — *Gastrorchis* Thouars, 1822, Hist. Pl. Orch. tab. 31, nom. ambig. — *Phaius* Lour. sect. *Gastrorchis* Blume ex Pfitz. 1889, Pflanzenr. 2, 6 : 153; Summerhayes, 1964, Kew Bull. 17, 3 : 557. — *Paracalanthe* Kudo, 1930, Journ. Soc. Trop. Agr. Formosa 2 : 236, nom. invalid. — *Cephalantheropsis* Guillaum. 1960, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2s. 32, 2 : 188; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 38.

Typus: *Gastrorchis tuberculosum* (Thouars) Schlechter.

Мадагаскар, Маскаренские и Сейшельские острова, континентальная тропическая и субтропическая Азия, Филиппины. 8—10 [2].

12. *Phaius* Lour. 1790, Fl. Cochinchin.: 529; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 41—49.

Typus: *Phaius grandifolius* Lour. = *Phaius tankervilleae* (Banks ex L. Her.) Blume.

Тропические области Восточного полушария. 50 [5].

13. *Calanthe* R. Br. 1821, Bot. Reg. 7, tab. 573; Seidenf. 1975, Dansk Bot. Ark. 29, 2 : 1—50.

Typus: *Limodorum veratrifolium* Willem. = *Calanthe triplicata* (Willem.) Ames.

Тропические области всех материков. 250—300 [18].

14. *Acanthephippium* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 5; id. 1825, ibid. 7 : 353 (sub «*Acanthophippium*» — sphalm.); id. 1828, Fl. Jav. Praef. : 6, emend.

Typus: *Acanthephippium javanicum* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, острова Фиджи. 12 [2].

Trib. 5. *Coelogyneae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch. : 100.

Typus: *Coelogyne* Lindl.

Представители трибы довольно близки к относительно слабо продвинутым родам трибы *Arethuseae* Lindl. Более высокой специализации здесь достигают псевдобульбы, которые, как правило, состоят из одного междоузлия. У некоторых же родов псевдобульбы, напротив, полностью редуцируются (*Adrorhizon* Hook. f., *Sirhookera* Kuntze). Поллинии в этой группе в числе 4, обычно налегают друг на друга, чечевицеобразные, булавовидные, реже сферические, имеют общую массивную каудикулу. Пыльник смещается от верхушки колонки на ее переднюю сторону и принимает большей частью вентральное положение. 2n=40.

Континентальная тропическая и субтропическая Азия.

18 : 440 [4 : 43].

Во флоре Вьетнама только подтриба *Coelogyninae* Benth.

Subtrib. 1. *Coelogyninae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 287 (sub «Coelogyneae»).

Typus: *Coelogyne* Lindl.

Эпифитные, наскальные, редко наземные травы. Стебель ползучий с псевдобульбами, образованными одним междоузлием. Листья конволютные или дупликатные, пликатные или кондупликатные, в основании с сочленением, собранные по 1 или 2 на верхушке псевдобульб. Соцветие терминальная много- или малоцветковая кисть, часто обгоняет в своем развитии появление листьев и образование новой псевдобульбы, от чего выглядит боковым. Цветки двурядно или спирально расположенные, по величине от мелких до крупных, ресупинатные. Листочки околоцветника свободные, губа в основании иногда чашевидная. Колонка с цельным, часто погруженным рыльцем, на верхушке расширяющаяся, петалоидная, возвышающаяся над вентральным, согнутым вниз пыльником. Поллинии в числе 4, реже 2, чечевицеобразные или сферические, с массивной общей каудикулой. 2n=40.

Континентальная тропическая и субтропическая Азия.

16 : 440 [4 : 43].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *COELOGYNINAE* BENTH. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Губа в основании без мешковидного углубления или шпорца, лишь иногда немного вогнутая . . . . 2.
— Губа в основании широко мешковидная . . . . 3.
2. Губа в основании сигмовидно изогнутая; листочки околоцветника наружного и внутреннего кругов, кроме губы, по ширине почти одинаковые . . . . 3. *Panisea* (Lindl.) Steud.
— Губа в основании не изогнута сигмовидно; боковые листочки внутреннего круга околоцветника обычно значительно уже листочков наружного круга . . . . 4. *Coelogyne* Lindl.
3. Колонка толстая, укороченная . . . . . . 2. *Pholidota* Lindl. ex Hook.
— Колонка тонкая, вытянутая . . . . 1. *Otochilus* Lindl.

1. *Otochilus* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl. : 35; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 90—95.

Lectotypus: *Otochilus fuscus* Lindl.

Континентальная тропическая Азия. 5 [4].

2. *Pholidota* Lindl. ex Hook. 1825, Exot. Fl. 2, tab. 138; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 96—106.

Typus: *Pholidota imbricata* Hook.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, С. Австралия. 29 [11].

3. *Panisea* (Lindl.) Steud. 1841, Nomencl. Bot. 2 : 265; Chen, 1980, Acta Bot. Yunnan. 2, 3 : 300—305; Seidenf. 1986, Opera Bot. 89 : 86—89; Lund, 1987, Nord. Journ. Bot. 7, 5 : 511—527. — *Coelogyne* Lindl. sect. *Panisea* Lindl. 1830, Gen. Sp. Orch. Pl. : 44. — *Androgyne* Griff. 1851, Not. Pl. Asiat. 3 : 279. — *Sigmatogyne* Pfitz. 1907, Pflanzenr. 32 : 133. — *Chelonistele* Pfitz. 1907, l. c. : 136, p. p. — *Zetagyne* Ridl. 1921, Journ. Nat. Hist. Soc. Siam 4 : 118.

Typus: *Panisea parviflora* (Lindl.) Lindl. = *Panisea demissa* (D. Don) Pfitz.

Цейлон, континентальная тропическая Азия. 7 [4].

4. *Coelogyne* Lindl. 1821, Collect. Bot. tab. 33 (sub «*Caelogyne*» — sphalm.); id. 1825, ibid. tab. 37, emend.; Seidenf. 1975. Dansk Bot. Ark. 29, 4 : 1—94.

Lectotypus: *Coelogyne cristata* Lindl.

Континентальная тропическая и субтропическая Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана.

200 [24].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Neottioideae* и *Orchidoideae* // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 7. С. 1013—1028. — *Williams N. H.*, *Broome C. R.* Scanning electron microscope studies of orchid pollen // Amer. Orchid Soc. Bull. 1976. Vol. 45. P. 699—707. — *Zavada M. S.* Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures // Bot. Rew. 1983. Vol. 49, N 4. P. 331—379.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 XI 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.542.2(470.24)

© 1990

Э. А. Юрова

НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

E. A. YUROVA. FINDINGS OF THE RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN THE NOVGOROD REGION

Сообщается о находках 31 редкого вида в новых флористических районах, 9 из них на территории области собраны впервые.

Основной фундаментальной региональной сводкой, отражающей состав флоры Новгородской обл., является «Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР (Ленинградской, Псковской и Новгородской областей)» (1981).

До издания этой книги наиболее полной сводкой по Новгородской обл. была монография Х. Я. Гоби (1876); дополнения внесли работы В. И. Верещагина (1895), В. Л. Комарова (1896), А. А. Антонова (1897), А. И. Колмовского (1898, 1899), П. И. Курского (1907), Ю. Д. Гусева (1973) и др. Значительный вклад в изучение флоры области после издания «Определителя. . .» (1981) был сделан работами Л. И. Крупкиной (Крупкина, Онипко, 1985; Крупкина, Спасская, 1986; Крупкина, 1987), исследовавшей Новгородскую обл. методом конкретных флор, а также К. О. Короткова (Коротков, Наседкина, 1981; Коротков и др., 1986а, б), посвятившего ряд работ изучению флоры и растительности Валдая.

Наши находки были сделаны при посещении некоторых районов Новгородской обл. начиная с 1972 г., в ряде случаев повторно на протяжении нескольких лет. В сборе и монтировке некоторых видов принимали участие студенты Естественно-географического факультета Новгородского пединститута.

Флористические районы (ФР) приводятся по «Определителю. . .» (1981), обозначаемому далее в тексте ОСЗ.

Номенклатура видов выверена по С. К. Черепанову (1981).

Образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Многие виды, называемые в сообщении, подлежат охране, некоторые уже включены в список охраняемых по области (Юрова, 1983), 15 видов являются заносными сорными, большинство из них обнаружено в г. Новгороде.

Впервые по области собраны следующие виды: *Anthyllis arenaria, Carex bohemica, Elsholtzia ciliata, Erucastrum gallicum, Eryngium planum, Galinsoga ciliata, G. parviflora, Koeleria grandis, Sisymbrium altissium.*

Koeleria grandis Bess ex Gorski. 10 VII 1986, д. Усть-Волма, Крестецкий р-н, близ пионерского лагеря «Серебряный бор»: бор лишайниковый на высоком коренном берегу, рассеянно, по несколько кустов. В ОСЗ Новгородская обл. не отмечена, в Ленинградской и Псковской — несколько районов.

Carex bohemica Schreb. 20 VIII 1977, на супесчаном грунте полосы береговой отмели карстового оз. Городно (Любытинский р-н), довольно обильно. Травостой низкий, здесь же встречается *Potentilla reptans* L. Во «Флоре Ленинградской области» указано оз. Ильмень, однако гербарный экземпляр не обнаружен (ОСЗ : 98). В Ленинградской обл. очень редко, в «Конспекте флоры Псковской области» (1970) не отмечен. Подлежит охране.

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schultz. 5 VII 1989, клумбы, посыпанные торфом, на улицах Нехинская и Попова г. Новгорода. Был замечен в Новгороде с 1986 г. В Новгородской обл. ранее не отмечен, в Ленинградской и Псковской — редко. Рудеральное, заносное.

Sisymbrium altissium L. 20 VIII 1986, старая свалка мусора по обочине шоссе, окраина Новгорода со стороны д. Деревяницы. Было замечено по нескольку экземпляров на том же месте в 1985, 1987, 1988 гг. Ранее в Новгородской обл. не отмечен; в Псковской обл. — Ловатский ФР. Как отмечает Н. Н. Цвелев (1976), в последние годы стал обычным в Ленинграде и городах области.

Anthyllis arenaria (Rupr.) Juz. 10 VII 1985, д. Песочки Солецкого р-на. Встречен также в д. Юрьево Новгородского р-на на территории музея деревянного зодчества в 1981—1986 гг. В ОСЗ Новгородская обл. не указана, в Псковской и Ленинградской — довольно часто. Подлежит охране.

Eryngium planum L. 25 VI 1985, лесопитомник на берегу Валдайского озера, единичные особи. В Новгородской обл. ранее не отмечен. В ОСЗ отмечается лишь несколько местонахождений в Псковской обл.

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl. 20 VIII 1988, у южной стены здания на ул. Попова г. Новгорода. Замечался ежегодно по несколько экземпляров с 1986 по 1990 г. В Новгородской обл. ранее не отмечен. В ОСЗ отмечен в Ленинградской (Лужский ФР) и Псковской областях — редко.

Galinsoga parviflora Cav. 10 VII 1989, у железной дороги в Новгороде. Замечался ежегодно на клумбах города с 1980 г. Ранее в Новгородской обл. не отмечен. Южноамериканский сорный вид.

G. ciliata (Rafin.) Blake. 17 IX 1989, сорное на клумбах Новгорода. Ранее в Новгородской обл. не отмечен. В Ленинградской и Псковской областях оба вида очень редки. Американский сорный вид.

Остальные 22 вида найдены в новых для них флористических районах и являются в той или иной степени редкими на территории Новгородской обл.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv. 15 VII 1984, берег ручья, впадающего у оз. Ужин, д. Новотроицы Валдайского р-на, обилие малое. В ОСЗ отмечен в Ильменском ФР (Комаров, 1896); в пределах Псковской и Ленинградской областей — редко и довольно редко.

Holcus mollis L. 10 VII 1983, межа по краю сеяного луга у кустарников, коренной берег оз. Ужин, недалеко от причала д. Новотроицы Валдайского р-на. Был замечен здесь же в 1973 и в 1974 гг. В ОСЗ отмечен в Ильменском ФР, очень редко.

H. lanatus L. 24 VI 1988, на залежи около сеяного луга, д. Шуя Валдайского р-на. Замечался на одном и том же месте с 1984 г. ОСЗ отмечает в Ильменском ФР, редко, спорадически.

Zizania aquatica L. 20 VIII 1982, карьеры, старые канавы у ж.-д. станции Новгорода. Был замечен здесь с 1972 г. В ОСЗ указан лишь для некоторых районов Ленинградской обл. Коротковым отмечен в Валдайском р-не, в оз. Лебевец, где обильно разрастается (Коротков и др., 1986б). Канадский рис является акклиматизировавшимся интродуцентом, завезенным как кормовое растение для охотничьей дичи и рыб.

Herminium monorchis (L.) R. Br. 10 VII 1982, собран на сыром лугу близ д. Коростынь, произрастает куртиной в несколько экземпляров. Имеется экземпляр из д. Велебицы Солецкого р-на. В ОСЗ для Новгородской обл. не отмечен. Вид найден Крупкиной в Батецком р-не (Крупкина, Спасская, 1986). Гоби (1876) отмечает его на о-ве Рыбник Валдайского озера, Колмовский (1898) — у с. Вотолино в Демянском уезде, Комаров (1896) — на берегу р. Мсты в Боровичском уезде. Охраняется по области, II гр. (Юрова, 1983).

Atriplex nitens Schkuhr. 20 VII 1987, замечается ежегодно на газонах и клумбах в Новгороде с 1984 г. ОСЗ отмечает для Ловатского ФР, очень редко. Комаров (1896: 229) указывает этот вид у градирен в г. Старая Русса. Сорное, заносное.

Neslia paniculata (L.) Desv. 27 VI 1988, на обочине шоссе Валдай—Шуя, Валдайского р-на. ОСЗ отмечает в Мологском и Ловатском ФР. Сорное при небольшом обилии.

Euonymus verrucosa Scop. 10 V 1986, собран в д. Молочково Солецкого р-на в палисадниках. По свидетельству местных жителей, саженцы были взяты из леса в окрестностях. В ОСЗ отмечен для Ловатского ФР (старое литературное указание), северо-восточная граница сплошного распространения проводится по линии: г. Псков—г. Новоржевск—с. Кунья. В списке охраняемых по области, III гр.

Impatiens glandulifera Royle. 10 VII 1988, сорное на газонах, на клумбах у домов в Новгороде. Было замечено с 1972 г. В ОСЗ отсутствует. Одичавшее декоративное растение, родина — Гималаи. Коротковым (Коротков и др., 1986б) отмечено в Валдайском р-не, Крупкиной (Крупкина, Онипко, 1985) — в Мологском ФР, Гусевым (1973) — в Ленинградской обл.

Circaea lutetiana L. 20 VI 1982, д. Велебицы Солецкого р-на, у реки в зарослях ивы, ольхи, крапивы, дудника, несколько экземпляров. В ОСЗ отмечается как очень редкий в Ловатском и юго-западной части Валдайского ФР. И. А. Гюльденштедт (по: Гоби, 1876) собирал на о-ве Рыбник (Валдайское озеро) и по р. Ловати. В Псковской обл. отмечен как очень редкий вид, в Ленинградской обл. отсутствует. Подлежит охране.

Aethusa cynapium L. 20 VII 1987, Кремлевский парк Новгорода. Был замечен в 1988 и в 1989 г. здесь же и на ул. Некрасова у домов. В ОСЗ отмечены лишь Карельский, Ижорский и Псковский ФР — очень редко. Однако Гоби отмечал этот вид в 1876 г. в д. Глади Новгородского уезда.

Daucus carota L. 20 VII 1986, в кустарниках у д. Ратицкие Горки Волотовского р-на. ОСЗ приводит для Мстинского ФР, редко. Колмовским этот вид наиден у д. Заболотье Демянского уезда (1899 : 301). В списке охраняемых, III гр.

Chimaphila umbellata (L.) W. Barton. 7 VII 1972, небольшими куртинами в сосновом лесу, д. Песочки Солецкого р-на (Ильменский ФР); 10 VII 1988, д. Виленка Старорусского р-на. Отмечен для Мстинского, Мологского, Валдайского ФР (Траншель, 1895; Комаров, 1896; Антонов, 1897; Колмовский, 1898; ОСЗ). Подлежит охране.

Anchusa officinalis L. 1 VII 1977, несколько экземпляров на обочине проселочной дороги у д. Черная Батецкого р-на. В ОСЗ приведен Валдайский ФР (Гоби, 1876).

Nonea pulla (L.) DC. 20 VI 1972, единично, обочина дороги у д. Коростынь Шимского р-на (Ильменский ФР). В ОСЗ приведен для Ловатского и Валдайского ФР. Крупкина (Крупкина, Онипко, 1985) отмечает в Мологском ФР. В Псковской и Ленинградской областях редко и очень редко. Приводится для степных склонов в черноземной полосе и южнее (Маевский, 1964).

Dracocephalum ruyschiana L. 5 VII 1988, у реки на окраине г. Старая Русса (Ловатский ФР). Был замечен также А. Ф. Челпановой в расположении карстовых воронок у д. Щепы в Батецком р-не в 1987—1989 гг. В ОСЗ указан в Валдайском ФР как очень редкий (Гоби, 1876). Крупкиной (Крупкина, Спасская, 1986) отмечен для Ильменского ФР. В списке охраняемых по области, III гр.

Lamium hybridum Vill. 20 VII 1986, 26 V 1989, сорное на огороде у пос. Панковка Новгородского р-на. Замечался ежегодно с 1985 г. В ОСЗ местонахождения в Новгородской обл. не отмечены, в Ленинградской и Псковской областях — редко. Коротковым собран в г. Валдае на клумбах (Коротков и др., 1986б).

Lathraea squamaria L. 27 V 1989, несколько куртин в широколиственном нарушенном вырубками лесу у д. Ермолино Новгородского р-на. В литературе отмечены Мстинский, Ловатский, Валдайский ФР (Гоби, 1876; Верещагин, 1895; Антонов, 1897; ОСЗ). Комаров (1896) отмечал по р. Тигоде Новгородского уезда, т. е. в Ильменском ФР. В списке охраняемых по области, III гр.

Galium verum L. 30 VI 1984, между д. Глебово и д. Прилуки Новгородского р-на; 1 VII 1989, д. Частова, берег р. Мсты; 8 VII 1972, д. Велебицы Солецкого р-на, луг с супесчаной почвой. В ОСЗ для Новгородской обл. не отмечен, в Ленинградской — довольно редко, в Псковской обл. отмечен как редкий вид (Конспект. . ., 1970).

G. odoratum (L.) Scop. 20 VII 1988, старый еловый лес в окрестностях дачи Залучского лесхоза Старорусского р-на (Ловатский ФР). ОСЗ отмечает в Мстинском, Валдайском ФР. Крупкиной найден в Батецком р-не (Крупкина, Спасская, 1986). Подлежит охране.

Lactuca serriola L. 5 VII 1988, окраина Новгорода в сторону д. Деревяницы, у тубдиспансера; 30 VIII 1985, окраина Новгорода со стороны ул. Шусева, песчаные карьеры. В ОСЗ отмечен для Мстинского ФР. Крупкина отмечает этот вид в Ловатском ФР (Крупкина, Спасская, 1986; Крупкина, 1987).

Eupatorium cannabinum L. 10 VII 1981, по берегам ручья, несколько зарослей близ родника — «священного» источника 7 ручьев, впадающих в р. Мсту, Окуловский р-н. В ОСЗ отмечен в Ловатском ФР, редко. Комаров (1896) собрал у д. Колома, левый берег р. Ловать. Однако Гоби (1876) отмечал у д. Глади Новгородского уезда, т. е. в Ильменском ФР. Таким образом, этот вид встречается в Ловатском, Мстинском и Ильменском ФР. В списке охраняемых по области, III группа.

Автор выражает признательность Н. Н. Цвелеву за проверку определения видов и определение *Carex bohemica* и *Koeleria grandis*, а также Л. И. Крупкиной за просмотр рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. А. Флористические исследования летом 1896 г. в Боровическом и Устюженском уездах Новгородской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1897. Т. 28, вып. 1. Протоколы заседаний, № 4. С. 163—164. — *Верещагин В. И.* Некоторые дополнения к флоре Новгородской губернии на основании экскурсий, проведенных в окрестностях с. Турны Валдайского уезда // Тр. СПб о-ва естествоиспытателей. 1895. Т. 26, вып. 1. Протоколы заседаний, № 8. С. 3—10. — *Гусев Ю. Д.* Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей Европейской России // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 904—909. — *Гоби X. Я.* О влиянии Валдайской возвышенности на распространение растений в связи с очерком флоры западной части Новгородской губернии. СПб., 1876. 168 с. — *Колмовский А. И.* Флористические исследования южной части Демянского уезда Новгородской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1898. Т. 29, вып. 1. Протоколы заседаний, № 3. С. 122—123. — *Колмовский А. И.* К флоре Новгородской губернии. Растительность южной половины Демянского уезда // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Отд-ние ботан. 1899. Т. 29, вып. 3. 301 с. — *Комаров В. Л.* Дополнение к списку растений западных уездов Новгородской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Отд-ние ботан. 1896. Т. 26, вып. 3. С. 219—233. — *Конспект* флоры Псковской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 176 с. — *Коротков К. О.* Синтаксономический анализ лесов Валдая: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1986. 19 с. — *Коротков К. О., Наседкина О. В.* Основные лесные сообщества Валдайского лесничества // Флористические критерии классификации растительности: Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Уфа, 1981. С. 137—138. — *Коротков К. О., Морозов Н. С., Морозова О. В., Алексеев Ю. Е. Cladium mariscus (Cyperaceae)* на Валдае (Новгородская область) // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 10. С. 1341—1347. — *Коротков К. О., Морозова О. В., Морозов Н. С.* Флористические находки в Валдайском районе Новгородской области // Бот. журн. 1986б. Т. 71, № 6. С. 816—820. — *Крупкина Л. И.* Флора Новгородской области и ее анализ: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1987. 22 с. — *Крупкина Л. И., Онипко Т. Н.* Новые для Новгородской области (в частности, для Мологского флористического района) виды высших растений // Вестн. ЛГУ. Биология, 1985. Вып. 3, № 17. С. 38—44. — *Крупкина Л. И., Спасская Н. А.* Материалы к исследованию конкретных флор окрестностей г. Старая Русса и пос. Батецкий Новгородской области // Вестн. ЛГУ. Биология. 1986. Вып. 2. С. 34—44. —

Курский П. И. Наблюдения над распространением растительности NW угла Старорусского уезда Новгородской губернии // Тр. Ботан. сада Юрьев. ун-та. 1907. Т. 8. С. 72—230. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Определитель* высших растений северо-запада европейской части РСФСР (Ленинградской, Псковской и Новгородской областей). Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 376 с. — *Траншель В. А.* О результатах флористических исследований близ ст. Березайки Валдайского уезда Новгородской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Отд-ние ботан. 1895. Т. 25, вып. 3. — *Цвелев Н. Н.* Флористические новинки в Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1976. Т. 13. С. 278—284. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Юрова Э. А.* Об охране флоры в Новгородской области // Изучение, охрана и рациональное использование растительного покрова Нечерноземья. Владимир: Изд-во ВГПИ, 1983. С. 112—122.

Новгородский государственный
педагогический институт.

Получено 16 I 1990.

УДК 581.9(470.44)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

М. А. Березуцкий, А. П. Забалуев, Т. П. Рябова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

M. A. BEREZUTSKY, A. P. ZABALUJEV, T. P. RJABOVA. NEW AND RARE PLANT SPECIES IN THE SARATOV REGION

Сообщается о находках 3 новых и 6 редких для флоры Саратовской обл. видов сосудистых растений.

Во время экспедиций кафедры экологии и систематики растений Саратовского государственного университета были найдены несколько новых и редких для флоры Саратовской обл. видов сосудистых растений. Ниже приводятся краткие сведения об этих флористических находках.

Anchusa ochroleuca Bieb. На территории Саратовской обл. впервые обнаружен в 1988 г. в 4 км южнее с. Белогорского Красноармейского р-на. Ближайшие местонахождения известны из Воронежской и Волгоградской областей (Маевский, 1964).

Lappula stricta (Ledeb.) Guerke. Впервые обнаружена в 1988 г. на крутых северных склонах одного из холмов в 5 км южнее с. Белогорского Красноармейского р-на. Местонахождение вида приурочено к участку сухой типчаково-ковыльной степи с отсутствием признаков антропогенного воздействия. Ближайшие местонахождения известны из Волгоградской, Астраханской и Оренбургской областей (Флора. . ., 1981).

Veronica officinalis L. Данный вид на территории Саратовской обл. был впервые найден в 1987 г. в 4 км восточнее с. Верхней Чернавки Вольского р-на на опушке лиственного леса. Ближайшие местонахождения известны из областей, расположенных севернее и западнее Саратовской (Маевский, 1964).

Gagea erubescens (Bess.) Schult. et Schult. fil. Немногочисленные местонахождения данного вида на территории Саратовской обл. были известны из окрестностей с. Андреевки Романовского р-на (Серебряков, 1906) и с. Даниловки Аткарского р-на (Беляков, 1924). Весной 1988 г. большая популяция гусиного лука краснеющего была обнаружена на опушке леса в окрестностях с. Николаевки Аткарского р-на.

Litwinovia tenuissima (Pall.) Woronow ex Pavl. В пределах области данный вид был обнаружен лишь в окрестностях г. Саратова. Новое местонахождение было выявлено в 1988 г. на каменистых склонах севернее и южнее с. Белогорского Красноармейского р-на.

Carex bohemica Schreb. Местонахождения осоки сытевидной были известны из Хвалынского, Саратовского и Энгельсского р-нов (Конспект. . ., 1983). В 1988 г. в окрестностях пос. Барсучьего Лысогорского р-на на берегу лесного озера были обнаружены несколько экземпляров данного вида.

Rochelia retorta (Pall.) Lipsky. Впервые в Саратовской обл. рохелия согнутая была обнаружена в окрестностях Саратова (Келлер, 1901). Новая находка была сделана в 1988 г. в с. Белогорском Красноармейского р-на на каменистом склоне восточной экспозиции.

Lycopsis orientalis L. Единственное для Саратовской обл. местонахождение данного вида было известно из окрестностей г. Хвалынска (Маевский, 1964). В 1984 г. в 3 км восточнее с. Буркина Буерака Саратовского р-на на степном склоне с признаками антропогенного воздействия были обнаружены 2 особи кривоцвета восточного.

Spergula arvensis L. Редкий для Саратовской обл. сегетальный сорняк торица полевая был известен лишь в Аткарском р-не (Тугаринов, 1901). Повторная находка была сделана в 1986 г. в 4 км севернее с. Новой Скатовки Татищевского р-на на сухом, каменистом участке поля.

Гербарные экземпляры перечисленных выше видов находятся в гербарии кафедры экологии и систематики растений Саратовского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляков Е. В. Новые данные по флоре Аткарского уезда Саратовской губернии и окрестностей г. Саратова // Учен. зап. СГУ. 1924. Т. 2, вып. 2. С. 16—25. — *Келлер Б. А.* Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1901. Т. 35, вып. 4. С. 1—180. — *Конспект* флоры Саратовской области. Ч. 4 / Ред. Чигуряева А. А. Саратов: Изд-во СГУ, 1983. 65 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Серебряков Н. А.* Список растений окрестностей с. Клейминки (Андреевки) Балашовского уезда Саратовской губернии по наблюдениям 1902—1903 гг. // Прил. к протоколам заседаний О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1906. № 235. С. 1—17. — *Тугаринов А. Я.* Материалы к флоре Аткарского уезда Саратовской губернии // Тр. Саратов. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. 1901. Т. 3, вып. 1. С. 1—49. — *Флора* европейской части СССР. Т. 5. / Ред. Фёдоров Ан. А. Л.: Наука, 1981. 380 с.

Саратовский государственный университет.

Получено 7 XII 1989.

УДК 581.9(470.343)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

В. Г. Папченков

О ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В МАРИЙСКОЙ АССР

V. G. PAPCHENKOV. ON FLORISTIC FINDINGS IN THE MARI AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC

Выявлено 38 видов высших растений, являющихся новыми для флоры Марийской АССР; для 30 редких видов указаны новые местонахождения.

В 1988—1989 гг. начата инвентаризация флоры Государственного природного национального парка (ГПНП) «Марий Чодра», расположенного на территориях Волжского, Звениговского и Моркинского районов Марийской АССР. При этом автором обнаружено 38 видов сосудистых растений, ранее не указанных для Марийской АССР, и 30 редких в марийской флоре видов. Ниже они приводятся в алфавитном порядке.

Achillea collina J. Becker ex Reichenb. В пределах ГПНП «Марий Чодра» вид собран в районе ст. Илеть (ж.-д. полотно, 12 VI 1989; песок по обочине дороги на Кленовую гору, 13 VI 1989), а также у границ парка на лужайке у д. Дубовка Звениговского р-на Марийской АССР, 16 VIII 1989. По-видимому, это один из наиболее распространенных в Среднем Поволжье видов из группы *A. millefolium* L. s. l. Для Марийской АССР приводится впервые.

A. inundata Kondr. Также вид группы *A. millefolium* L. s. l. Встречается заметно реже предыдущего. Собран на ж.-д. полотне в районе ст. Илеть 12 VI 1989 и на широкой просеке по сосняку в районе оз. Кичиер 23 VIII 1989. Во флоре Марийской АССР отмечается впервые.

Agropyron cristatum (L.) Beauv. subsp. *cristatum*. Данный, редкий для марийской флоры, вид собран на ж.-д. насыпи ст. Илеть 12 VI 1989. Ранее был известен в Марийской АССР по находке на ст. Йошкар-Ола (Папченков, Димитриев, 1989).

A. desertorum (Fisch. ex Link) Schult. Ст. Илеть, обочина шоссейной дороги (2 VI 1988) и ж.-д. насыпь (12 VI 1989). Так же как и предыдущий вид, ранее приводился для Йошкар-Олы (Папченков, Димитриев, 1989).

Alchemilla nemoralis Alech. Встречен на заброшенной лесной дороге в районе оз. Яльчик 7 VI 1988 и на лесной опушке в 17 квартале (далее кв.) Керебелякского лесничества (далее л-ва) 16 VIII 1989. Редкий в Марийской АССР вид, известный по находке в Оршанском р-не (Власов, Абрамов, 1981; Абрамов, 1989).

Amaranthus albus L. Пока редкий в Марийской АССР заносный вид, приводимый для ж.-д. насыпей ст. Йошкар-Ола и ст. Волжск (Гусев, 1977; Ильминских, Димитриев, 1981). Собран у д. Керебеляк Звениговского р-на Марийской АССР на краю поля, граничащего с территорией парка, 16 VIII 1989.

A. blitoides S. Wats. Указан для ж.-д. станций Йошкар-Ола, Помары и Волжск (Гусев, 1977; Абрамов, 1989). Собран на ж.-д. насыпи у пос. Красногорский 28 VIII 1989.

A. lividus L. Встречен там же, где и предыдущий вид. Ранее во флоре Марийской АССР был известен по находке у жилья в Килемарском р-не (Крейер, 1981; Абрамов, 1989).

Ambrosia artemisiifolia L. Ж.-д. пути между оз. Яльчик и ст. Илеть (32-й км), 24 VIII 1989, вег. Вид отмечен в соседних Чувашской и Татарской АССР (Димитриев и др., 1989). Для флоры Марийской АССР приводится впервые.

Anchusa officinalis L. Откос ж.-д. полотна у ст. Илеть, 12 VI 1989. Редкий вид Волжско-Камского края, указанный для Чувашии, Татарии и Удмуртии (Куданова, 1965; Определитель. . ., 1979; Ильминских и др., 1981). В Марийской АССР отмечается впервые.

Axyris amaranthoides L. Встречается вдоль пешеходной дорожки у автостанции пос. Красногорский, где собирался в 1988 и 1989 гг. Отмечен также на ж.-д. путях ст. Илеть (12 VI 1989) и на ж.-д. полотне между оз. Яльчик и ст. Илеть (24 VIII 1989). Ранее в Марийской АССР был указан для пос. Юрино (Васильева, Абрамов, 1981) и востока автономной республики (Абрамов, 1989).

Bromopsis riparia (Rehm.) Holub. Ст. Илеть, у ж.-д. полотна, песок, 12 VI 1989. Новый вид для флоры Марийской АССР.

Camelina sylvestris Wallr. Ж.-д. насыпь в пос. Красногорский, 30 V 1988. Новый в Марийской АССР вид. Недавно он был обнаружен в Удмуртии (Пузырев, 1986) и Чувашии (Папченков, Димитриев, 1989).

Cardaria draba (L.) Desv. Ж.-д. насыпь у пос. Красногорский, 30 V 1988. В Марийской АССР найден впервые. Известен в соседних Татарской и Чувашской АССР (Определитель. . ., 1979; Папченков, Димитриев, 1989).

Carex×*abortiva* Holmb. Данный гибрид между обычными на сырых торфянистых местах ГПНП «Марий Чодра» *C. brunnescens* (Pers.) Poir. и *C. cinerea* Poll. встречен на низовом болоте у ж.-д. насыпи возле пос. Красногорский 30 V 1988.

C.×*pannewitziana* Figert. Гибрид *C. vesicaria* L.×*C. rostrata* Stokes собран на береговой сплавине оз. Кичиер 22 VIII 1989. Обе гибридогенные осоки для Марийской АССР приводятся впервые.

Cephalanthera rubra (L.) Rich. Кленовая гора, лесная тропинка по берегу ручья, впадающего в оз. Мушандер, 13 VI 1989. Редкий, подлежащий охране вид марийской флоры (Абрамов, 1989).

Chenopodium acerifolium Andrz. Песчаные пляжи р. Илеть в Кленовогорском л-ве (8 VIII 1988) и р. Юшут в Лушмарском л-ве Национального парка (30 VIII 1989).

Ch. ficifolium Smith. Обочина песчаной дороги по сосняку в районе оз. Кичиер, 23 VIII 1989.

Ch. suecicum J. Murr. Ж.-д. насыпь в пос. Красногорском, 28 VIII 1989; берег р. Юшут в Лушмарском л-ве, 30 VIII 1989.

Все три указанных вида марей для флоры Марийской АССР приводятся впервые.

Dianthus krylovianus Jus. Собран на Кленовой горе у дороги на Зеленый Ключ 8 VIII 1988 и на краю соснового леса в районе оз. Кичиер 23 VIII 1989. Новый для марийской флоры вид, известный в соседней Чувашии (Маевский, 1964).

Drosera anglica Huds. Керебелякское л-во, 35 кв., сфагновое болото по берегу оз. Бол. Тодьер, 16 VIII 1989. Редкий вид марийской флоры (Абрамов, 1989).

Eleocharis austriaca Hayek. Собран на песчаном пляже р. Юшут в 4 и 10 кв. Лушмарского л-ва 29 VIII 1989. Для Марийской АССР приводится впервые.

Fagopyrum tataricum (L.) Gaertn. Ж.-д. полотно между оз. Яльчик и ст. Илеть, 32-й км, 24 VIII 1989. Редкий вид флоры Марийской АССР, ранее известный по находке на ст. Йошкар-Ола (Гусев, 1977).

Festuca kirilowii Steud. Берег оз. Яльчик, 7 VI 1988; Кленовая гора, обочина дороги, песок, 2 VI 1988. Новый вид флоры Марийской АССР. Н. Н. Цвелевым (1984) указывается для Среднего Урала.

Galinsoga parviflora Cav. Интенсивно распространяющийся адвентивный вид, лишь недавно отмеченный в Марийской АССР (Абрамов, 1989). Собран в пос. Красногорском на территории автопарка ГПНП «Марий Чодра» 30 VIII 1989.

Galium album Mill. Сосняк-зеленомошник в районе оз. Кичиер, 23 VIII 1989. Новый вид для флоры Марийской АССР.

G.×pseudorubioides Klok. Кленовая гора, облесенный берег оз. Мушандер, тропинка, 13 VI 1989; Керебелякское л-во, 34 кв., сырой луг у оз. Мал. Тодьер, 16 VIII 1989. Новый вид марийской флоры.

Geranium collinum Steph. Луг в пойме р. Илеть в районе Кленовой горы, 2 VI 1988; луг у ж.-д. насыпи возле пос. Красногорский (1 VI 1988) и ж.-д. насыпь в поселке (28 VIII 1989). Новый вид флоры Марийской АССР. Известен в Татарии (Определитель. . ., 1979), отмечен для Чувашской АССР (Папченков, Димитриев, 1989).

Hieracium×bifurcum Bieb. У ж.-д. полотна в районе ст. Илеть, 12 VI 1989.

H.×crassisetum Peter. Луг по берегу оз. Яльчик, 7 VI 1988.

H.×echiogenes (Naeg. et Peter.) Juxip. Лесной берег оз. Мушандер в Кленовогорском л-ве Национального парка, 13 VI 1989.

H. glaucescens Bess. Луг в районе оз. Яльчик, 7 VI 1988.

H.×polymastix Peter. Кленовая гора, тропинка по облесенному берегу оз. Мушандер, 13 VI 1989.

H. praealtum Vill. ex Gochn. Берег залива оз. Яльчик, 6 VI 1988.

Все приведенные виды ястребинок для флоры Марийской АССР отмечаются впервые.

Hierochloë repens (Host) Beauv. Ст. Илеть, обочина шоссейной дороги (2 VI 1988) и у ж.-д. полотна (10 V 1989); оз. Глухое, сосняк с березой, 6 VI 1989. Вид распространен в соседней Татарской АССР (Определитель. . ., 1979; Марков и др., 1988). Во флоре Марийской АССР отмечается впервые.

Juncus ambiguus Guss. Сухая песчаная отмель р. Илеть в районе Кленовой горы, 8 VIII 1988; сырой песок по урезу воды р. Юшут в 4 кв. Лушмарского л-ва, 29 VIII 1989. Вид широко распространен в европейской части СССР (Новиков, 1976), но для флоры Марийской АССР приводится впервые.

J. tenageia Ehrh. ex L. fil. Песчаный пляж по берегу р. Юшут в 10 кв. Лушмарского л-ва, 29 VIII 1989. Это первая находка вида в Марийской АССР. Ближайшие местонахождения интенсивно распространяющегося ситника мелководного — г. Казань (Ильминских, Шадрин, 1982) и Алатырский р-н Чувашии (Папченков, 1985).

J. tenuis Willd. Песчаный пляж р. Юшут в 4 кв. Лушмарского л-ва, 29 VIII 1989. В качестве редкого вида был указан для волжского правобережья и востока Марийской АССР (Абрамов, 1989).

Kochia scoparia (L.) Schrad., *K. sieversiana* (Pall.) C. A. Mey. Оба вида собраны на ж.-д. полотне в пос. Красногорском 28 VIII 1989. Ранее в Марийской АССР они были известны по находкам в г. Йошкар-Оле (Ильминских, Димитриев, 1981; Абрамов, 1989).

Lemna gibba L. Старица р. Юшут у д. Ошутьялы, 31 VIII 1989. В большом количестве совместно с *Ricciocarpus natans* (L.) Carda. Ближайшее местонахождение нового для Марийской АССР вида — р. Кама в Татарской АССР (Определитель. . ., 1979).

Lolium×hybridum Hausskn. Ж.-д. полотно на участке: оз. Яльчик—ст. Илеть, 32-й км, 24 VIII 1989. В Марийской АССР отмечается впервые.

Malus praecox (Pall.) Borkh. Откос ж.-д. полотна между оз. Яльчик и ст. Илеть, 31-й км, 24 VIII 1989. Ранее для Марийской АССР вид приводился по находке в Килемарском р-не (Крейер, 1981).

Nuphar pumila (Timm.) DC. Кленовая гора, оз. Мушандер, 13 VI 1989. Очень редкий в Марийской АССР вид (Папченков, 1985; Абрамов, 1989).

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. Керебелякское л-во, 35 кв., сфагновое болото по берегу оз. Бол. Тодьер, 16 VIII 1989. Редкий вид марийской флоры (Абрамов, 1989).

Polygonum brittingeri Opiz. Кленовогорское л-во, берег р. Илеть, песок, 8 VIII 1988. Здесь же, а также в 18 кв. Лушмарского л-ва (песчаный пляж р. Юшут, 30 VIII 1989) собран другой вид из группы *P. lapathifolium* L. s. l. — *P. tomentosum* Schrank. Оба они впервые приводятся для флоры Марийской АССР.

P. patulum Bieb. Звениговский р-н, д. Дубовка, ржаное поле у границы с ГПНП «Марий Чодра», 16 VIII 1989. Новый вид марийской флоры. В Волжско-Камском крае известен по находкам в г. Чебоксары и г. Ижевске (Ильминских и др., 1981).

Potamogeton×babingtonii A. Benn. (*P. lucens* L.×*P. praelongus* Wulf.). Оз. Яльчик и маленькое озерко-болотце на его берегу, 30 VIII 1988 (по обилию в озере гибридогенная форма заметно превосходит родительские виды); Кленовая гора, оз. Мушандер, 13 VI 1989; Лушманское л-во, 11 кв., старица р. Юшут, 30 VIII 1989. Для флоры Марийской АССР приводится впервые.

P.×cognatus Aschers. et Graebn. (*P. perfoliatus* L.×*P. praelongus* Wulf.). Керебелякское л-во, 1 кв., оз. Ергежьер, 17 VIII 1989. Для марийской флоры приводится впервые.

P. henningii A. Benn. Звениговский р-н, д. Дубовка, озеро в деревне, 16 VIII 1989. Новый вид флоры Марийской АССР.

P. nodosus Poir. Р. Юшут в Лушмарском л-ве Национального парка, 4 кв. (29 VIII 1989) и 18 кв. (30 VIII 1989). Ранее в Марийской АССР вид был собран на р. Илеть ниже устья р. Юшут (Папченков, 1985).

P. rutilus Wolfg. Керебелякское л-во Национального парка, оз. Шутьер, 17 VIII 1989. Ранее вид указывался для оз. Яльчик (Смирнова, 1949). Таким образом, сомнения А. А. Мяэметс (1979) в необоснованности указания вида для Волжско-Камского р-на «Флоры европейской части СССР» не подтверждаются.

P. trichoides Cham. et Schlecht. Старица р. Илеть у ж.-д. моста, 10 VIII 1988; оз. Кичиер (Черный Кичиер), 23 VIII 1989. Редкий в Марийской АССР вид, недавно отмеченный для р. М. Кокшага и долины р. Шаба (Абрамов, 1989).

Potentilla heidenreichii Zimmeter. Керебелякское л-во, 17 кв., опушка леса, 16 VIII 1989. Ранее вид был обнаружен на берегу р. Бол. Кокшага в Килемарском р-не Марийской АССР (Абрамов, 1989).

P. heptaphylla L. Сосновая посадка по песчаному карьеру в районе ст. Илеть, 2 VI 1988. Редкий вид, приводимый для марийской флоры (Абрамов, 1989) со ссылкой на С. И. Коржинского (1882).

P. thyrsiflora Huels. ex Zimmeter. Лушмарское л-во, берег р. Илеть ниже шоссейного моста, 10 VIII 1988. Редкий в Марийской АССР вид (Абрамов, 1989).

Rapistrum rugosum (L.) All. Один плодоносящий экземпляр репника морщинистого собран 24 VIII 1989 на ж.-д. полотне между оз. Яльчик и ст. Илеть (32-й км). Новый вид для флоры Марийской АССР и Среднего Поволжья в целом.

Reseda lutea L. Ж.-д. насыпь в районе ст. Илеть, 12 VI 1989. Это вторая находка вида в Марийской АССР. Ранее он был отмечен для г. Йошкар-Ола (Абрамов, 1989; Абрамов, Жиряков, 1989).

Rumex hydrolapathum Huds. Оз. Кичиер, сплавина, 22 VIII 1989. Редкий вид марийской флоры (Абрамов, 1989).

Selinum carvifolia (L.) L. Собран на лесной тропинке по берегу р. Юшут в 20 кв. Лушмарского л-ва 31 VIII 1989. В качестве очень редкого вида (Абрамов, 1989) для Марийской АССР приводится лишь на основе указания Н. А. Буша (1891).

Spergula sativa Boenn. Встречена в посеве подсолнечника в 25 кв. Керебелякского л-ва ГПНП «Марий Чодра» 16 VIII 1989. Вид, известный в соседних Горьковской обл. и Татарской АССР (Маевский, 1964), недавно отмеченный в Чувашии (Папченков, Димитриев, 1989), для Марийской АССР приводится впервые.

Syrenia cana (Pill. et Mitt.) Neilr. В большом количестве встречена на песке вдоль ж.-д. полотна у ст. Илеть (12 VI 1989) и вдоль шоссе на Кленовую гору (13 VI 1989), а также по краю соснового леса у шоссе в районе оз. Кичиер (23 VIII 1989). Ранее в Марийской АССР была известна по находке в 1931 г. в Волжском р-не у с. Алексеевское (Васильева, Абрамов, 1981).

Taraxacum erythrospermum Andrz. Собран в Кленовогорском л-ве Национального парка на правом берегу старицы р. Илеть 4 V 1988 и на сыром песке в прибойной зоне оз. Яльчик 7 VI 1988. Новый вид флоры Марийской АССР. Известен в соседних Горьковской обл. и Татарской АССР (Маевский, 1964; Определитель. . ., 1979).

Tragopogon dubius Scop. Ж.-д. насыпь в районе оз. Яльчик, 7 VI 1988. Ранее был обнаружен у ст. Илеть (Папченков, Димитриев, 1989).

Veronica heureca (M. A. Fisch.) Tzvel. Лушмарское л-во, 4 кв., р. Юшут, песчаный пляж, 29 VIII 1989. Новый вид для марийской флоры.

Vicia villosa Roth. Ж.-д. насыпь в районе ст. Илеть, 12 VI 1989. Это второе указание на произрастание вида в Марийской АССР (Абрамов, 1989).

Viola montana L. Один из широко распространенных на территории ГПНП «Марий Чодра» видов фиалок. Для флоры Марийской АССР ранее не приводился.

V. stagnina Kit. Берег оз. Яльчик, 7 VI 1988. Редкий вид для марийской флоры (Васильева, Абрамов, 1981; Абрамов, 1989).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Учебное пособие. Йошкар-Ола, 1989. 147 с. — *Абрамов Н. В., Жиряков А. В.* Адвентивные и синантропные виды во флоре Марийской АССР и их классификация // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Материалы совещания

1—3 февр. 1989 г. М.: Наука, 1989. С. 49—51. — *Буш Н. А.* Ботанико-географические исследования в нагорной части Козмодемьяновского уезда Казанской губернии // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1891. Т. 23, вып. 2. С. 3—38. — *Васильева Л. Н., Абрамов Н. В.* Материалы к флоре Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Изд-во Марийск. ун-та, 1981. С. 22—44. — *Власов С. П., Абрамов Н. В.* Манжетки (*Alchemilla* L.) во флоре Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Изд-во Марийск. ун-та, 1981. С. 123—129. — *Гусев Ю. Д.* Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 3. С. 429—431. — *Димитриев А. В., Теплова Л. П., Нерогова Р. Т., Папченков В. Г.* О некоторых редких и новых растениях Чувашии и прилегающих территорий // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1190—1192. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В.* Некоторые новые флористические находки в Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Изд-во Марийск. ун-та, 1981. С. 121—122. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 8. С. 1221—1225. — *Ильминских Н. Г., Шадрин В. А.* О некоторых редких и новых растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 10. С. 1426—1428. — *Коржинский С. И.* Флора Востока Европейской России в систематическом и географическом отношении // Изв. Том. ун-та. 1892. Т. 1. 227 с. — *Крейер В. А.* Флора Марийского заповедника // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Изд-во Марийск. ун-та, 1981. С. 45—111. — *Куданова З. М.* Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1965. 345 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Марков М. В., Папченков В. Г., Ситников А. П.* Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 114—120. — *Мяэметс А. А.* Рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979. С. 176—192. — *Новиков В. С.* Сем. *Juncaceae* Juss. — Ситниковые // Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976. С. 59—83. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. 371 с. — *Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1696—1697. — *Папченков В. Г., Димитриев А. В.* Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 547—553. — *Пузырев А. Н.* Новые сведения по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 255—261. — *Смирнова А. Д.* О некоторых видах редких и новых для флоры Горьковской области и Марийской АССР // Учен. зап. Горьк. ун-та. 1949. Вып. 9. С. 141—148. — *Цвелев Н. Н.* О двух новых для европейской части СССР видах из родов *Melandrium (Caryophyllaceae)* и *Veronica (Scrophulariaceae)* // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 9. С. 1255—1260.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок Ярославской обл.

Получено 28 III 1990.

УДК 581.9(571.5)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12.

А. М. Зарубин, В. И. Ивельская, И. Г. Ляхова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ

A. M. ZARUBIN, V. I. IVELSKAYA, I. G. LYAKHOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE IRKUTSK REGION

Приводятся сведения о находке в Иркутской обл. 4 новых видов — *Artemisia annua, Campanula punctata, Lathyrus tuberosus, Trifolium spadiceum* и 3 редких и малоизвестных видов — *Fumaria schleicheri, Primula macrocalyx, Tragopogon trachycarpus.*

В 1989 г. ботаниками Иркутского университета (ИГУ) во время полевых работ были обнаружены растения, новые для флоры Иркутской обл., а также отмечен ряд новых месторождений некоторых редких и мало распространенных растений. Ниже приводится аннотированный список флористических находок. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Гербарий собранных растений хранится на кафедре ботаники ИГУ.

Artemisia annua L. Сорное растение, широко распространенное в Средней Европе, европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, Иране, Китае, Японии, Монголии, как заносное растение отмечается в Северной Америке (Поляков, 1961). В Центральной Сибири Г. А. Пешкова (1979а) приводит этот вид для Бурятии (с. Убур, с. Кудара-Сомон) и Читинской обл. (с. Абагайтуй).

Нами впервые найдена в Иркутской обл.: Слюдянский р-н, ст. Маритуй, на ж.-д. насыпи (119-й км старой Кругобайкальской ж. д.), 7 VII 1989, В. Ивельская, В. Барицкая.

Campanula punctata Lam. Встречается в лесах и на отмелях по берегам лесных рек в Даурии, на Дальнем Востоке СССР, в Корее, Японии, северо-восточном Китае (Федоров, 1957). Для Центральной Сибири отмечается только в Приаргунье (Бусик, 1979). Иркутская обл., Слюдянский р-н, ст. Маритуй, на ж.-д. насыпи (118-й км старой Кругобайкальской ж. д.), 7 VII 1989, В. Ивельская, В. Барицкая.

Fumaria schleicheri Soeyr-Willemet. Сорное растение, распространенное в европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии, Западной Сибири (Попов, 1937; Никитин, 1983). В Иркутской обл.,отмечается только на р. Бирюсе у ст. Короленко (Пешкова, 1979б). Иркутская обл.,Слюдянский р-н, ст. Маритуй, на ж.-д. насыпи (118-й км старой Кругобайкальской ж.д.), 7 VII 1989, В. Ивельская, В. Барицкая.

Lathyrus tuberosus L. Широко распространенное растение в Европе, на Кавказе, в Средней Азии и Западной Сибири (Фёдченко, 1948). В. В. Никитин (1983) указывает ее для всех районов Восточной Сибири. Однако М. Г. Попов (1957) и Г. А. Пешкова (1979в) приводят ее только для Бурятии (ст. Клюевка). Впервые обнаружена в Иркутской обл.: Слюдянский р-н, ст. Маритуй, на ж.-д. насыпи (113-й км старой Кругобайкальской ж. д.), 9 VII 1989, Е. Гребенчукова, А. Зарубин.

Primula macrocalyx Bunge. Произрастает в лесах, среди кустарников, на сухих лугах в европейской части СССР, Западной Сибири, на Кавказе и в Северном Иране (Фёдоров, 1952). Изредка встречается в Центральной Сибири. М. М. Иванова (1979) указывает его для г. Нижнеудинска, между селами Моты и Введенщина, у с. Тибельти и на ст. Гусиное Озеро. Иркутская обл., Слюдянский р-н, ст. Маритуй, на обочине лесной тропы, 28 V 1989, А. Зарубин, И. Ляхова.

Tragopogon trachycarpus S. Nikitin. Эндемик Восточной Сибири. Известен из Даурии, где произрастает на лугах, по берегам рек, иногда как сорное на огородах (Борисова, 1964). Попов (1959) отмечает его для окрестностей с. Бажеевского на Ангаре, в районе Гусиного озера по р. Ахур и в ряде других мест Бурятии. Пешкова (1979а) также приводит его как сорное растение на залежах и ж.-д. насыпях, в зарослях кустарников, на лугах, остепненных склонах и опушках в ряде мест Иркутской и Читинской областей и Бурятской АССР. Иркутская обл., Слюдянский р-н, ст. Маритуй, на ж.-д. насыпи (116-й км старой Кругобайкальской ж. д.), 28 VI 1989, А. Зарубин, И. Ляхова.

Trifolium spadiceum L. Широко распространен на заболоченных лугах и лесных лужайках в европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири, в Западной Европе (Бобров, 1945). В Центральной Сибири, по данным Попова (1957) и Пешковой (1979в), встречается только на осоковых болотах у станций Мишиха и Выдрино. Иркутская обл., Слюдянский р-н, остановочный пункт Трудный (5241-й км ВСЖД) в 2 км на восток от остановки, на обочине лесной дороги, 22 VII 1989, А. Зарубин. Кроме того, на кафедре ботаники ИГУ хранятся гербарные образцы из других мест Иркутской обл.: Слюдянский р-н, окрестности пос. Мангутай, 17 VII 1968, Усова, Баранцева; Слюдянский р-н, нижнее течение р. Б. Мангылы, на лугу, 16 VII 1974, Г. Рыбакова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род Клевер — *Trifolium* L. // Флора СССР. Т. 11. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. С. 189—261. — *Борисова А. Г.* Козлобородник — *Tragopogon* L. // Флора СССР. Т. 29. М.; Л.: Наука, 1964. С. 115—196. — *Бусик В. В.* Сем. *Campanulaceae* — Колокольчиковые // Флора Центральной Сибири. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1979. С. 802—811. — *Иванова М. М.* Сем. *Primulaceae* — Первоцветные, или Примуловые // Флора Центральной Сибири. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1979. С. 700—707. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 452 с. —

Пешкова Г. А. Сем. *Asteraceae*, или *Compositae* — Астровые, или сложноцветные // Флора Центральной Сибири. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1979а. С. 811—918. — *Пешкова Г. А.* Сем. *Papaveraceae* — Маковые // Флора Центральной Сибири. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1979б. С. 377—383. — *Пешкова Г. А.* Сем. *Fabaceae*, или *Leguminosae* — Бобовые // Флора Центральной Сибири. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1979в. С. 585—639. — *Поляков П. П.* Род Полынь — *Artemisia* L. // Флора СССР. Т. 24. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 425—631. — *Попов М. Г.* Сем. Маковые — *Papaveraceae* // Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 573—717. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1, 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 555 с; 1959. С. 559—918. — *Федоров Ан. А.* Род Первоцвет — *Primula* L. // Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 111—202. — *Федоров Ан. А.* Сем. Колокольчиковые — *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. Т. 24. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 126—450. — *Федченко Б. А.* Род Чина — *Lathyrus* L. // Флора СССР. Т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 479—520. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Иркутский государственный университет.

Получено 4 XI 1989.

УДК 582.59 : 581.9 (571.6)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

М. В. Ракова

LIPARIS KRAMERI (*ORCHIDACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ИЗ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ» (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

M. V. RAKOVA. *LIPARIS KRAMERI* (*ORCHIDACEAE*) FROM THE «KEDROVAYA PAD» RESERVE (PRIMORYE TERRITORY), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Впервые для флоры СССР приводится *Liparis krameri*. Даны описание этого вида и характеристика его местообитаний.

При описании биологии видов рода *Liparis* Rich. в заповеднике «Кедровая падь» (Хасанский р-н Приморского края) в 1985—1988 гг. мы обнаружили вид этого рода, неизвестный во «Флоре СССР» (Невский, 1935) и в основных флористических сводках по советскому Дальнему Востоку (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966, 1982, 1985).

На основе анализа основной таксономической литературы мы определили его как новый вид для флоры Советского Союза.

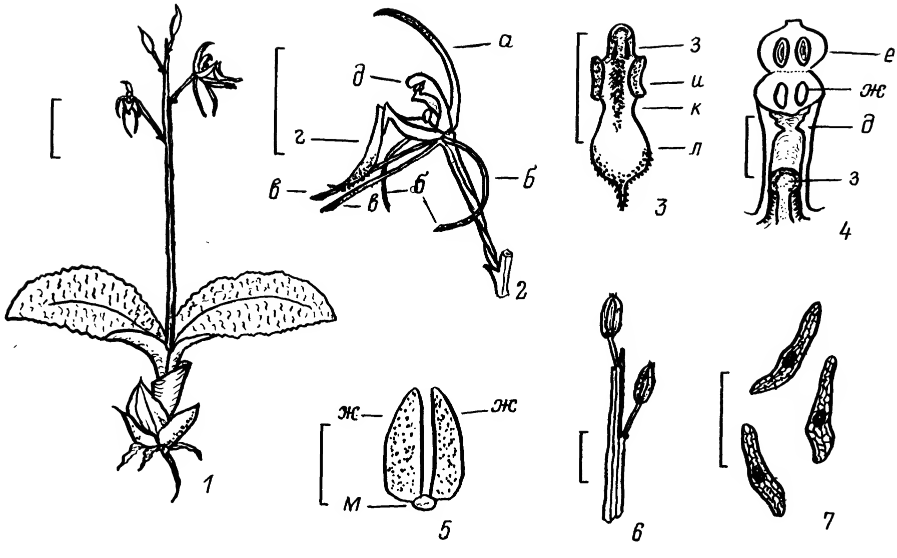
Liparis krameri Franch. et Savat. 1879, Enum. Pl. Jap. 2 : 22, 509; Ridley, 1886. Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 22 : 255, 269; Makino, 1912, Icon. Pl. Nippon, 4, 18 : 1230, tab. 67 B; id. 1933, Nat. Col. Wild Pl. 2 : 88; Makino, 1944, Illustr. Fl. Nippon, 4 ed: 688, fig. 2063; Makino et Nemoto, 1931, Fl. Jap.: 1654. Ohwi, 1965. Fl. Jap.: 347. — *Leptorchis krameri* (Franch. et Savat.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 671. — *Liparis krameri* Franch. et Savat. f. *atronerva* Makino, 1944, l. c. : 688, nom. invalid. — *L. krameri* Franch. et Savat. var. *shichitoana* Ohwi, 1965, l. c. : 347, nom. invalid. — Липарис Крамера.

Описан из Японии («. . .Nippon, in monte Higo. . .»). Тип («Savatier, N 1320»). — K?

Распространение. Япония, Корея, СССР (Приморский край).

Исследованные образцы. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», Сухореченский хр., широколиственный лес, 20 VII 1986, М. Ракова (LE); Сухореченский хр., склон сопки, у подошвы склона, 25 IX 1989, М. Ракова (LE); Гаккелевский хр., широколиственный лес по средней части сопки в среднем течении р. Кедровой, 1 X 1989 (LE); 2 X 1989 (LE); 7 VII 1988 (VLA); 15 IX 1988 (VLA); 7 VII 1989 (VLA); 16 VII 1989, М. Ракова (VLA).

Многолетнее травянистое растение, 3—15 см выс., с двумя прикорневыми широколанцетными листьями, 3—5 см дл., 1.5—2.5 см шир., с заостренной верхушкой и мелкогофрированным краем листа. Пластинка листа отгибается почти под прямым углом, поверхность ее покрыта равномерной сетью



Liparis krameri.

1 — общий вид растения (нат. вел.); *2* — цветок и его части: *а* — верхний чашелистик, *б* — боковые чашелистики, *в* — боковые лепестки, *г* — губа (нижний лепесток), *д* — колонка (гиностемий); *3* — схема строения губы; *з* — рыльцевая полость, *и* — основание (гипохиль), *к* — средняя часть (мезохиль), *л* — передняя (эпихиль); *4* — колонка: *е* — крышечка над поллиниями, *ж* — поллинии в двух гнездах; *5* — поллинарий с поллиниями и прилипальцем (*м*); *6* — плоды; *7* — семена. Длина масштабной линейки: *1* — 4, *6* — 1 см; *5, 7* — 1 мм.

поперечных жилок, образующих анастомозы. Псевдобульба округлая, 5—12 мм выс. и 3—10(12) мм шир. Генеративный побег мелкоребристый одиночный с немногочисленными цветками (3—7) на коротких цветоножках, с прицветничками около 1 мм дл. Завязь тонкая, 6—7 мм дл. Листочки околоцветника наружного круга 10—12 мм дл. Боковые листочки околоцветника внутреннего круга изогнутые, нитевидные, 8—12 мм дл. Губа 6—8 мм дл., 3—5 мм шир., с резким перегибом в средней части и отчетливой продольной бороздкой. Все листочки околоцветника узкие, отогнутые. Гиностемий (колонка) около 2 мм дл., немного согнут, с небольшими ушками. Поллинии светло-желтые. Семена мелкие пылевидные. Цветет с начала июня до конца июля (см. рисунок).

От остальных видов рода *Liparis* нашей флоры *L. krameri* отличается характерным жилкованием листа, его формой и мелкой волнистостью края; узкой, резко изогнутой губой; тонкими нитевидными листочками околоцветника, положением рыльца и небольшими размерами растения (в 2—3 раза меньшими, чем у других дальневосточных видов этого рода).

В заповеднике в одинаковых местообитаниях встречаются растения, у которых верхушки листочков околоцветника имеют антоциановую окраску (f. *atronervata*, Makino, 1944), реже встречаются растения и с полностью зелеными цветками (f. *viridis*, Makino, 1944).

Вид произрастает в горных хвойно-широколиственных и лиственных лесах. В древостое представлены *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Betula schmidtii* Regel, *Acer mono* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr., *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *Tilia mandshurica* Rupr. В подлеске *Lespedeza bicolor* Turcz., *Abies holophylla* Maxim.

Травостой редкий, образован *Lathyrus davidii* Hance, *Vicia unijuga* A. Br., *Metaplexis japonica* (Thunb.) Makino, *Valeriana coreana* Briq., *Asyneuma japonica* (Miq.) Briq., *Atractylodes ovata* Thunb., *Melampyrum roseum* Maxim., *Artemisia mandshurica* (Kom.) Kom., *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim., *Carex siderosticta* Hance. Поверхность почвы неравномерно покрыта мхами и лишайниками. Местами липарис Крамера произрастает плотными группами, но чаще — единичными особями. На территории заповедника редок.

За помощь в работе выражаю признательность В. Короткову и И. В. Вышину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. Л.: Наука, 1966. 490 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—190. — *Невский С. Н.* Род Липарис — *Liparis* L. C. Rich. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 601—604. — *Makino T.* An illustrated flora of Nippon. Tokyo: Hokuryuk wan, 1944. 688 p. — *Nakai T. A.* Synoptical sketch of Korean flora // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1952. Vol. 32. 152 p. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Smithsonian Inst. Washington, D. C., 1965. 1065 p. — *Ridley H.* A monograph of the genus *Liparis* // J. Lin. Soc. London (Bot.). 1887. Vol. 22, N 145. P. 269.

Заповедник «Кедровая падь»,
ст. Приморская,
Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 31 X 1989.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (47)

© 1990

Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ РАЗЛИЧНЫХ РЕГИОНОВ СССР

E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS OF VASCULAR PLANTS FROM THE VARIOUS REGIONS OF THE USSR

Публикуются числа хромосом (2n) для 40 видов сосудистых растений.

Araceae

Acorus calamus L., **2n=36**. Псковская обл., у с. Теребище, 1987 г., № 6810, Шеховцева; Украинская ССР, Полтавская обл., окр. с. Березоточа, 1987 г., № 6809, Шеховцева; Алтайский край, Усть-Пристанский р-н, окр. с. Елбанка, 1987 г., № 6811, Шеховцева.

Asteraceae

Artemisia gmelinii Web. ex Stechm., **2n=36**. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, окр. пос. Старк, 1980 г., № 5678, Пробатова.

A. littoricola Kitam., **2n=36**. Приморский край, залив Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, кекур «Кентавр» близ о-ва Большой Пелис, 1983 г., № 6356, Селедец.

Lactuca serriola L., **2n=18**. Приморский край, залив Петра Великого, о-в Попова, окраина пос. Старк, 1979 г., № 5644, Пробатова.

Ligularia fischeri (Ledeb.) Turcz., **2n=60**. Приморский край, Партизанский р-н, гора Ольховая в системе Партизанского хребта, выс. ≈1000 м над ур. м., 1987 г., № 6729, Баркалов.

Picris kamtschatica Ledeb., **2n=10**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, склон морской террасы в бухте Лагунная, 1987 г., № 6868, Пробатова.

P. hieracioides L., **2n=10**. Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Большое Алмаатинское ущелье, выс. 1700—1800 м над ур. м., 1988 г., № 6891, Пробатова.

Saussurea kitamurana Miyabe et Tatew., **2n=26**. Приморский край, Партизанский р-н, гора Ольховая в системе Партизанского хребта, выс. ≈ 1000 м над ур. м., 1987 г., № 6728, Баркалов.

S. neopulchella Lipsch., **2n=26**. Приморский край, трасса Ново-Москва—Партизанск, у р. Серебряной, 1985 г., № 6669, Баркалов.

Caprifoliaceae

Triosteum sinuatum Maxim., **2n=18**. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», нижнее течение ключа Гаккелевского, 1987 г., № 6839, Коркишко.

Caryophyllaceae

Gypsophila violacea (Ledeb.) Fenzl, **2n=36**. Приморский край, Дальнегорский р-н, сухой внутренний склон в окр. пос. Рудная Пристань, 1985 г., № 6717, Пробатова, Гуларьянц.

Convolvulaceae

Calystegia japonica Choisy, **2n=22**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, у горячих ключей в распадке в 2 км к югу от мыса Столбчатый, 1987 г., № 6857, Пробатова.

Crassulaceae

Sedum hybridum L., **2n=64**. Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Большое Алмаатинское ущелье, скалы на выс. 1770 м над ур. м., 1988 г., № 6886, Пробатова.

Geraniaceae

Geranium nepalense Sweet, **2n=28**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, морская терраса у мыса Алехина, 1987 г., № 6800, Пробатова.

Hydrangeaceae

Hydrangea paniculata Siebold, **2n=72**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, у горячих ключей в распадке в 2 км к югу от мыса Столбчатый, 1987 г., № 6780, Пробатова.

Lamiaceae

Dracocephalum nutans L., **2n=10**. Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Большое Алмаатинское ущелье, по речке Казачка, на выс. 1850 м над ур. м., 1988 г., № 6852, Пробатова.

Elsholtzia pseudocristata Lévl. et Vaniot, **2n=16**. Приморский край, Шкотовский р-н, ж.-д. станция Тигровая, 1987 г., № 6863, Пробатова.

Prunella japonica Makino, **2n=24**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, окраина пос. Лагунное, 1987 г., № 6833, Пробатова.

Nymphaeaceae

Euryale ferox Salisb., **2n=58**. Приморский край, Пожарский р-н, озеро в окр. с. Верхний Перевал, 1987 г., № 6806, Шибнев.

Parnassiaceae

Parnassia palustris L., **2n=18**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, берег оз. Кипящее, 1987 г., № 6762, Пробатова.

Poaceae

Achnatherum sibiricum (L.) Keng ex Tzvel., **2n=24**. Амурская обл., Сковородинский р-н, берег Амура на 9 км ниже устья р. Уруша, долина нижнего течения и устье р. Кудикан, 1988 г., № 6892, Кожевников.

Agrostis flaccida Hack., **2n=14**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, склон морской террасы у мыса Алехина, 1987 г., № 6856, Пробатова.

Arundinella hirta (Thunb.) Tanaka, **2n=34**. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Заречное, сопка Сенькина Шапка, 1984 г., № 6456, Пробатова, Рудыка.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth s. l., **2n=42**. Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Большое Алмаатинское ущелье, долина р. Большая Алмаатинка, левый берег за плотиной, 1350 м над ур. м., 1988 г., № 6849, Пробатова. По узким длинным метелкам приближается к subsp. *extremiorientalis* Tzvel., но, возможно, относится к subsp. *glomerata* (Boiss. et Buhse) Tzvel., достоверных экземпляров которого мы не видели.

C. hakonensis Franch. et Savat., **2n=42**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, окр. оз. Горячее, близ кордона «Кипящее», 1987 г., № 6767, Пробатова.

C. sachalinensis Fr. Schmidt, **2n=56**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, 17-й км дороги Южно-Курильск—Менделеево, 1987 г., № 6805, Пробатова.

Festuca lenensis Drob. **2n=14**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, гора Сахарная, 1985 г., № 6582, Пробатова, Гуларьянц.[1]

Milium effusum L., **2n=28**. Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Мало-Алмаатинское ущелье, верховье р. Малой Алмаатинки, на выс. ≈ 2000 м над ур. м., 1988 г., № 6882, Цвелев. Исследованные растения (и вся популяция, по личному сообщению Н. Н. Цвелева) характеризуются необычной для этого вида продолговатой формой очень крупных раскидистых метелок (LE, VLA).

Poa malacantha Kom., **2n≈80**. Сахалин, Восточно-Сахалинские горы, Набильский хребет, гора Лопатина (выс. 1609 м над ур. м.), подгольцовый пояс в истоках ручья Лопатина, 1988 г., № 6866, Вышин, Баркалов.

P. radula Franch. et Savat., **2n=42**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, к югу от мыса Алехина, 1987 г., № 6828, Пробатова.

Tripogon chinensis (Franch.) Hack., **2n=20**. Хабаровский край, Еврейская АО, 5 км к северу от с. Екатерино-Никольское, южный склон горы Филипповка, 1987 г., № 6807, Ахтямов.

Polemoniaceae

Polemonium laxiflorum (Regel) Kitam., **2n=18**. Сахалин, Макаровский р-н, окр. пос. Заозерное, 1980 г., № 5828, Курченко, Дорохина.

Primulaceae

Primula matsumurae Petitm., **2n=18**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, склон морской террасы у мыса Алехина, 1987 г., № 6791, Пробатова.

Ranunculaceae

Ranunculus polyanthemos L., **2n=16**. Приморский край, Владивосток, сорное на обочине дороги в Академгородке, 1988 г., № 6840, Рудыка.

Rosaceae

Micromeles alnifolia (Siebold et Zucc.) Koehne, **2n=34**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского в р-не ж.-д. платформы Чайка у Владивостока, 1988 г., № 6862, Пробатова.

---

[1] Этот образец в нашей более ранней работе (Рудыка, 1988) был опубликован с ошибочным (вследствие опечатки) номером (№ 6682) и под определением «*F. mollissima* V. Krecz. et Bobr.» (определение Е. Б. Алексеева), однако Н. Н. Цвелев относит эти растения (как и другой образец из окр. Дальнегорска — № 6593, опубликованный нами там же, под названием «*F. mollissima*») не к этому виду, а к *F. lenensis*.

Potentilla intermedia L., **2n=42**. Приморский край, Дальнегорский р-н, пос. Дальнегорск, сорное близ стадиона «Горняк», 1986 г., № 6714, Гуларьянц.

Rutaceae

Skimmia repens Nakai, **2n=30—32**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, 16(17)-й км дороги Южно-Курильск—Менделеево, у тропы на мыс Столбчатый, 1987 г., № 6776, Пробатова.

Salicaceae

Salix gracilistyla Miq. (♀, ♂), **2n=38**. Приморский край, Владивосток, природный лесопарк близ Академгородка, 1989 г., № 6885, Недолужко.

Scrophulariaceae

Veronica serpyllifolia L., **2n=14**. Курильские о-ва, о-в Кунашир, 5-й км дороги Южно-Курильск—Менделеево, 1987 г., № 6816, Пробатова.

Violaceae

Viola variegata Fisch. ex Link, **2n=24**. Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, скалы у 2-го кордона, 1984 г., № 6403, Потапова, Хнычина.

Документирующие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР, Владивосток.

Видовую принадлежность исследованных растений установили: для *Artemisia* — Э. В. Бойко, *Ligularia* и *Saussurea* — В. Ю. Баркалов, *Geranium* — Д. Ю. Цыренова, *Viola* — Т. А. Безделева, *Ranunculus* — Е. В. Малаха, *Potentilla* — Г. М. Гуларьянц, *Salix* — В. А. Недолужко, остальные виды — Н. С. Пробатова (ею составлены и примечания к злакам).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Рудыка Э. Г. Число хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 294—295.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 23 VIII 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.26

© 1990

И. В. Макарова. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. — Л., Наука, 1988. 117 с. Т. 650 экз. Ц. 2 р. 10 к.

N. I. KARAYEVA, S. K. DZHAFAROVA, Sh. Dzh. MUKHTAROVA. *I. V. MAKAROVA.* DIATOM ALGAE OF SEAS OF THE USSR: THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. 1988

В последнее десятилетие в СССР заметно интенсифицировались исследования диатомовых водорослей, стимулируемые внедрением в практику диатомологии электронной микроскопии. Рецензируемая монография посвящена одному из важных компонентов фитопланктона — видам рода *Thalassiosira* Cl. Следует отметить, что это один из трех родов, привлекавших внимание исследователей. В Советском Союзе наиболее заметный вклад в изучение рода на светооптическом уровне внесла А. И. Прошкина-Лавренко (1955, 1963). С начала 60-х годов, когда за рубежом довольно широко развернулось электронно-микроскопическое изучение диатомовых водорослей, этот род стал изучаться особенно интенсивно. Значительное число глубоких исследований опубликовали известные диатомологи G. Hasle и G. Fryxell, что делало задачу, стоящую перед автором монографии, особенно ответственной. И. В. Макарова является одним из пионеров электронно-микроскопических исследований диатомовых водорослей в СССР. Роду *Thalassiosira* она уделяла наибольшее внимание, посвятив ему докторскую диссертацию (1979) и значительное число статей, в которых продолжена начатая Hasle и Fryxell переоценка данных по морфологии отдельных видов (1971, 1972, 1974, 1975, 1982 и др.) в свете электронной микроскопии. Это позволило Макаровой создать обобщающую сводку по роду *Thalassiosira* в СССР.

Рецензируемая монография является итогом многолетних исследований автора. Фактически работа состоит из двух частей: общей — первые 5 глав — и таксономической — 6-я глава. В главе 1 (с. 6—8) автор рассматривает историю изучения рода, выделяя три этапа. Здесь нам только хотелось бы отметить, что при характеристике второго этапа (1951—1965 гг.) следовало бы более четко отметить вклад Прошкиной-Лавренко, описавшей 9 новых таксонов рода в южных морях СССР и ископаемых отложениях, из которых 5 видов сохранили свое значение до сего времени.

Раздел «Материал и методика» (с. 8—9) 2-й главы убеждает читателя в том, что монография построена на оригинальном материале: автор обработал сборы из южных морей СССР, из Атлантического и Тихого океанов, а также ископаемые образцы. Методика, использованная при выполнении этой работы, современна — это в основном электронная микроскопия (ТЭМ, СЭМ), ограниченно исследовались и культуры водорослей. Главный и наиболее ценный материал этой главы — раздел, посвященный структуре панциря видов рода *Thalassiosira* (с. 10—16), написанный в основном на основании собственных исследований. Ценность этого раздела объясняется тем, что здесь впервые столь полно собраны воедино исчерпывающие сведения по морфологии рода с детальным освещением ультраструктуры. Причем здесь, как и в последующих 3 главах, для полноты картины привлечены сведения о видах, встречающихся не только в морях Советского Союза.

В главе 3 «История формирования рода *Thalassiosira* Cl.» представляет интерес раздел «Возникновение рода и его эволюция» (с. 18—20), в котором автор рассматривает в основном время возникновения видов или групп видов и длительность их существования. Нам кажется, что если бы эти данные были связаны с соответствующим анализом морфологии видов, то этот материал дал бы возможность сделать вывод об адаптивной радиации видов рода.

Глава 4 «Географическое распространение и экология современных видов рода *Thalassiosira* Cl.» (с. 26—35) также ценна тем, что в ней представлены исчерпывающие сведения о распространении видов в Мировом океане, выделены комплексы, характерные для различных морей СССР. Из выводов, сделанных Макаровой в связи с изучением географического распространения видов исследуемого рода, отметим установленную ею приуроченность видов отдельных секций к определенным географическим зонам.

В 5-й главе (с. 35—45) автор анализирует положение рода в системах различных исследователей. Здесь представила бы интерес точка зрения автора на связи *Thalassiosira* Cl. с близкими родами. Заметный вклад внесен Макаровой в вопросы систематики рода *Thalassiosira* Cl., во втором разделе 5-й главы приведено предлагаемое ею деление рода на 4 секции, состав последних и обоснование этого деления. В последнем разделе главы автор последовательно рассматривает критерии, используемые при идентификации рода, секций и видов, и дает четкое обоснование применимости различных морфологических признаков для разграничения таксонов разного ранга.

Заключающая книгу глава 6 по существу составляет основную часть монографии. Это таксономический обзор видов рода в СССР (с. 45—82), который содержит описание рода, секций и видов, известных в морях СССР и отложениях древних водоемов на территории СССР. Указаны типы секций, и в каждой секции даны определительные таблицы к видам. Из 53 видов, приводимых Макаровой, 10 описаны ею впервые, для 3 дано расширенное и уточненное описание.

Описания видов составлены по следующей схеме: принимаемое название, синонимы (к сожалению, не выделены особо базионимы видов), описание панциря вегетативных клеток, а иногда и спор, экология, распространение (часто с примечаниями) в СССР и вне СССР в современных водоемах и отложениях.

Почти для всех видов приводятся фотографии, лишь для 4 видов, по-видимому, не исследованных автором лично, последние не приводятся. Об этих видах следует сказать, что описание их также неудовлетворительно для сегодняшнего уровня диатомологии, и мы считаем, что было бы лучше рассматривать их просто как недостаточно исследованные. По этой же причине мы не можем согласиться с выделением секции *Inconspicua*, которую Макарова сама расценивает как искусственную. Не выделяя ее в статусе секции, лучше было бы целиком отнести ее виды к недостаточно исследованным.

Завершает труд список сокращений, таблицы, литература и алфавитный указатель латинских названий к таксономическому обзору видов рода. Особо следует сказать об иллюстрациях — это 52 таблицы микрофотографий, выполненных на световом и электронном микроскопах. Большинство их хорошего качества и несут много интересной информации. К сожалению, низкий полиграфический уровень выполнения таблиц в книге в значительной мере снижает их качество. Список литературы велик и имеет собственную научную ценность, охватывая все сведения о роде, опубликованные в советской и зарубежной литературе.

Оценивая работу в целом, следует отметить, что она содержит обширный информационный материал и является плодом большого труда, в котором подведены итоги многолетних исследований. Иллюстрации книги представляют весомый вклад в альгологическую иконографию. Недостатком книги, кроме уже отмеченных выше, можно считать отсутствие анализа полиморфизма видов рода.

Работа имеет большое значение для диатомологии и может служить руководством большому числу научных специалистов — альгологов, гидробиологов, гидроботаников, палеоботаников; она бесспорно будет интересна также преподавателям вузов и студентам.

Н. И. Караева, С. К. Джафарова, Ш. Дж. Мухтарова.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 11 III 1990.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 12

K. Dierssen unter Mitarbeit H. von Glahn, W. Härdtle, H. Höper, U. Mierwald, J. Schrautzer und A. Wolf. Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. Schriftenreihe des Landesamtes für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein. Heft 6. 2. überarbeitete Auflage. — Kiel, 1988. 199 s. **(К. Дирссен при участии Х. фон Глана, В. Хердела, Х. Хопера, У. Миервальда, И. Штраутцера и А. Вольфа. Красная книга растительности Шлезвиг-Гольштейна. Описание ландшафтов для охраны и рационального землепользования Шлезвиг-Гольштейна.** Вып. 6. 2-е перераб. изд. 1988)

B. M. MIRKIN, A. R. ISHBIRDIN. (*A REVIEW*). THE RED BOOK OF THE SCHLESVIG-HOLSTEIN VEGETATION

K. Dierssen входит в число наиболее авторитетных фитоценологов Европы и после смерти R. Knapp стал постоянным участником ежегодника. «Прогресс ботаники» по разделу науки о растительности (последний обзор — Dierssen, 1989). По «основному профилю» автор является специалистом по болотной растительности, и его монография о болотах северо-восточной Европы (Dierssen, 1982)[1] является сегодня настольной книгой для тех, кто изучает растительность болот.

Замысел рецензируемой книги — дать характеристику редким сообществам одной из наиболее изученных в ботаническом отношении земли ФРГ — Шлезвиг-Гольштейн — очень созвучен интересам советских ботаников, работающих в области охраны флоры и растительности. Они все чаще говорят не только о генофонде растений, но и о фитоценофонде растительности, о разнообразии растительных сообществ и ставят вопрос о необходимости охраны этих сообществ и редких видов как их элементов. Монографии о требующих охраны сообществах у нас называют «Зелеными книгами», и опыт их создания сравнительно невелик. Формы характеристики сообществ, нуждающихся в охране, находятся в фазе становления и пока далеки от совершенства (например, «Зеленая книга Украинской ССР», 1987). По этой причине рецензируемая книга представляет большой интерес для советского читателя.

Предваряя ее разбор, отметим, что она являет пример, достойный подражания, и без преувеличения может быть названа совершенной. При сравнительно небольшом объеме монография включила лаконичную, но исчерпывающую характеристику всех сообществ, нуждающихся в охране, при этом в ней самая высокая научность сочетается с доступностью содержания книги широкому кругу любителей природы. Книга способна пробудить интерес к ботаническому знанию и приобщить к делу охраны природы самые широкие слои населения.

После «Предисловия», написанного руководителем природоохранной службы земли Шлезвиг-Гольштейн E.-W. Rabius, следует краткое «Введение», в котором формулируются задачи «Красной книги»: 1) разработать шкалу градаций риска уничтожения экосистем; 2) выявить опасность последствий различных вмешательств в ландшафты; 3) разработать правила паспортизации сообществ, которым угрожает уничтожение; 4) осуществить инвентаризацию таких сообществ и их местообитаний; 5) разработать дифференцированные программы изучения различных экосистем, сообществ и популяций, которым угрожает уничтожение; 6) разработать общую концепцию охраны и ухода за территориями, которым угрожает уничтожение.

---

[1] Работы, включенные в библиографию книги, в списке литературы к рецензии не приведены.

Далее следуют 4 краткие главы, имеющие общетеоретическое значение («О значении растительных сообществ»; «Понимание, установление и описание растительных сообществ»; «Проблемы и ограничения фитосоциологического анализа»; «Обзор растительных сообществ Шлезвиг-Гольштейна») и 11 глав, посвященных разным типам растительности, которым подчинены 35 классов системы Браун-Бланке. Авторы различают следующие типы: наскальная растительность, водная растительность, сообщества пионерных терофитов, эутрофные заросли тростника и крупных осок, приручейные (горные) и низинные болота и сообщества мочажин сфагновых болот, приморские сообщества отмелей, засоленных почв и дюн (включая закрепленные и незакрепленные), сельскохозяйственные луга, сообщества закрепленных дюн и умеренно сухих местообитаний (т. е. пустоши и степи), кустарниковые (горные) сообщества и олиготрофные болота, сообщества пустырей, опушек и вырубок, кустарниковые и предлесные (пойменные) сообщества, леса.

После этих вводных глав начинается основное содержание книги — обзор синтаксонов и резюмирующая таблица (список 357 редких ассоциаций и сообществ), которым предпослан достаточно специальный (и ориентированный на читателя-специалиста) раздел пояснений к списку синтаксонов, в котором в 127 комментариях показаны особенности трактовки синтаксонов (объем, синонимика) и те изменения, которые были внесены во второе издание по сравнению с первым.

После списка идут уже заключающие монографию приложения: толковый словарь основных терминов (свыше 150 лаконичных определений), указатель латинских названий таксонов и синтаксонов и их немецких эквивалентов, вклейки с 22 прекрасными цветными фотографиями охраняемых сообществ, 21 синоптическая таблица основных классов охраняемой растительности, список цитированных изданий, включивший около 600 наименований, причем звездочками отмечены те работы, где имеются конкретные данные о растительности или флоре земли Шлезвиг-Гольштейн.

Общетеоретические главы хорошо иллюстрируют пословицу «Краткость — сестра таланта». Всего на 5 страницах текста дается достаточно полная характеристика роли растительных сообществ, их значение для жизни человека и животных, основных установок эколого-флористической классификации, система которой последовательно использована для характеристики сообществ, требующих охраны. Авторы не обходят молчанием «подводные камни» классификации — концепцию континуума, сезонную и разногодичную изменчивость сообществ, осложняющих их опознание в природе, трудности идентификации некоторых фитоценозов (в особенности серийных и синантропных). Тем не менее необходимость и принципиальная возможность классификации не ставится под сомнение, причем подчеркивается большая роль консенсуса, т. е. договоренности о едином понимании объема синтаксонов.

В настоящее время у последователей Браун-Бланке возникли разные подходы к растительной ассоциации: наличие характерных видов некоторыми авторами вслед за Браун-Бланке признается как обязательное условие установления ассоциации, другими это считается лишь факультативным признаком. На этих «либеральных» позициях стоят и авторы «Кодекса фитосоциологической номенклатуры» (Barckman et al., 1986). В этой книге принято ортодоксальное понимание ассоциации с обязательным наличием в составе входящих в него сообществ хотя бы одного характерного (т. е. предпочитающего эти сообщества, центрированного в них) вида. Типы сообществ при отсутствии характерного (или характерных) вида предлагается рассматривать как безранговые «сообщества», причем используется и дедуктивный метод K. Kopecky и S. Hejni (1974), и среди сообществ выделяются дериватные и базальные.

Эта ортодоксальность Dierssen, надо полагать, проистекает из особенностей формирования его методологической платформы при классификации болот, где гиперпространство экологических факторов очень велико за счет удлиненности осей трофности и увлажнения, потому выделение синтаксонов с характерными видами осуществляется проще, чем, скажем, при классификации луговых сообществ. В целом же такая строгая трактовка ассоциаций при некоторых достоинствах (надежный заслон выделению дробных ассоциаций, т. е. так называемой «атомизации») имеет и свои минусы. В особенности много минусов у концепции характерных видов может проявиться при работе в сравнительно слабо изученных районах, например в СССР, где скоропалительно объявленный характерным вид может оказаться широко представленным и в ряде других сообществ, которые в тот момент не были еще должным образом изучены. Таким образом, требование желательности, а не обязательности характерных видов представляется чисто прагматически более удобным.

Единая схема изложения материала для всех классов облегчает восприятие и позволяет легко ориентироваться в огромной информации, излагаемой лаконично, но полно. Во-первых, приводятся характерные виды класса, среди которых отмечены редкие и исчезающие виды, затем дается общая характеристика класса (экология, физиономия, динамика и др.), характеризуются факторы, угрожающие существованию сообщества класса, необходимые мероприятия по охране и уходу и синтаксономия (до ассоциаций и сообществ включительно).

По этой же схеме приводятся описания порядков и союзов.

Названия фитоценонов даются в соответствии с международной фитосоциологической номенклатурой, но одновременно приводится и «народный» эквивалент на немецком языке. Например, класс Stellarietea mediae — сообщества полевых сорняков и рудералов-однолетников, порядок Centauretalia cyani — сообщества сорняков в зерновых культурах, союз Lolio—Linion — сообщества засорителей льна и т. д. Завершает характеристику сообществ класса список ссылок на литературу, составленный достаточно широко и включающий работы по синсистематике, экологии, распространению, проблемам охраны и конкретно по сообществам данного типа на территории земли Шлезвиг-Гольштейн.

По тексту приводится 28 карт распространения редких видов и сообществ, причем специальными значками обозначены местонахождения, зарегистрированные до 1945 г., с 1945 по 1960 г. и после 1960 г.

Среди причин, угрожающих существованию сообществ, указываются эутрофизация местообитаний, мелиорация, применение гербицидов, удобрений, интенсификация использования земель, перевод их в пашню, отчуждение под застройку, рекреация и др. Автор говорит о необходимости выработки общей концепции охраны сообществ и дифференциации методов охраны в каждом конкретном случае в зависимости от типа местообитаний, локализации, состояния сообществ и т. д. Для всех типов растительности обязательным условием охраны должна быть их геоботаническая изученность и инвентаризация сообществ.

Как уже отмечалось, собственно «красный список» охраняемых объектов составлен в форме таблицы, включившей 357 ассоциаций и сообществ (для каждой ассоциации указано название и на немецком языке), которым даны оценки по трем параметрам — редкости сообществ, степени обеднения их флористического (и синтаксономического — за счет субассоциаций и вариантов) разнообразия, а также экологического диапазона распространения и обеспеченности охраной.

По степени редкости сообщества оцениваются по 5 категориям: 0 — исчезнувшие или не обнаруженные; 1 — стоящие на грани исчезновения; 2 — очень редкие (а — сохранившиеся в единичных местообитаниях, б — распространенные на всем ареале, но резко сокращающие площадь); 3 — редкие, проявляющие тенденцию к уменьшению распространения; 4 — сообщества, которые в настоящее время не проявляют негативных тенденций. В отдельную группу выделены сообщества, о состоянии которых недостаточно сведений (при изучении они попадут в группы 1—4).

По степени обеднения флористического состава и синтаксономического разнообразия сообществ выделено 3 градации: 1 — очень резкое уменьшение флористического богатства, сильное сокращение числа характерных видов (включая и виды высших единиц), резкое уменьшение синтаксономического разнообразия и разнообразия местообитаний; 2 — явное, но не катастрофическое уменьшение тех же признаков; 3 — в настоящее время изменения не отмечены.

По обеспеченности охраной, т. е. уровню защищенности сообщества, выделяются 4 градации: 0 — охрана отсутствует; 1 — охрана хотя и имеется, но недостаточна (а — сообщества исчезают даже на охраняемых территориях из-за недостаточной защищенности, б — уход за сообществами невозможен или связан с нереальными техническими издержками, в — сообщества обеспечены охраной, но не защищены от возможных аллохтонных нарушений); 2 — точных сведений о надежности охраны в настоящее время нет; 3 — защита гарантирует сохранение сообществ.

В результате анализа охраняемых объектов составлены таблицы спектров (соотношений) сообществ при оценке по каждому из 3 параметров. Так, по степени редкости соотношение (%) составляет соответственно 7, 20.2, 19.6, 28.8, 23.7, 5.6; по степени обеднения — 12.4, 41.6, 46.0; по обеспеченности охраной — 27.9, 35.7, 11.7, 24.6.

Таким образом, анализ этих цифр показывает, что изученность редких сообществ земли Шлезвиг-Гольштейн пока лучше, чем система их практической охраны. Среди сообществ, требующих охраны, преобладают сокращающие распространение и теряющие флористическое богатство и синтаксономическое разнообразие, а доля сообществ, обеспеченных надежной защитой, сравнительно невелика. Тем не менее появление книг такого «космического уровня», как рецензируемая, конечно же, будет хорошим стимулом повышения эффективности природоохранной деятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленая книга Украинской ССР / Ред. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Киев: Наук. думка, 1987. 212 с. — *Dierssen K.* Vegetation science (Sociological geobotany) // Progr. in botany. Berlin : Springer Verlag. 1989. Vol. 50. P. 341—350.

Б. М. Миркин, А. Р. Ишбирдин.

Башкирский государственный университет,
Институт биологии БНЦ УрО АН СССР,
Уфа.

Получено 2 I 1990.

УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», т. 75 (1990)

Обращение

Обращение Всесоюзного ботанического общества к Верховному Совету и Совету Министров СССР . . . 3 289

Обзорные статьи

Баркман Я. Концепция ассоциации в фитоценологической школе Браун-Бланке . . . 9 1209
Грудзинская И. А. К эволюции цветков и соцветий в семействе *Urticaceae* . . . 6 774
Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М. Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных . . . 6 755
Десницкий А. Г. Хромосомы динофитовых водорослей (*Dinophyta*) . . . 11 1489
Штина Э. А. Почвенные водоросли как экологические индикаторы . . . 4 441

Оригинальные статьи

Баранова М. А. К вопросу о самостоятельности рода *Dugandiodendron (Magnoliaceae)* . . . 6 816
Бязров Л. Г. Лишайниковые синузии луговой петрофитной степи Восточного Хангая (МНР) . . . 12 1690
Бойко М. Ф. Типы жизненных стратегий мохообразных степной зоны . . . 12 1681
Верещагина В. А., Колясникова Н. Л. Эмбриология некоторых многолетних видов люцерны (*Medicago, Fabaceae*) . . . 5 604
Викулин С. В. О западных и восточных связях позднеэоценовой флоры Тима (Среднерусская возвышенность) . . . 7 920
Виноградова К. Л. Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей . . . 4 454
Вишнякова М. А. Цитоэмбриологическое проявление межродовой несовместимости у ряда комбинаций скрещиваний ячменя (*Hordeum vulgare*) с рожью (*Secale cereale*) . . . 9 1221
Войтенко В. Ф., Опарина С. Н. Сравнительный анализ анатомической структуры плодов гетерокарпных представителей трибы *Lactuceae* (*Asteraceae*) . . . 2 299
Габараева Н. И. О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зернах представителей семейства *Magnoliaceae* . . . 6 783
Габараева Н. И. Гипотетические пути детерминации структуры экзины . . . 10 1353
Гендельс Т. В. О некоторых проблемах морфологии листа покрытосеменных и подходах к их решению . . . 9 1229
Герасимова-Навашина Е. Н. Оплодотворение у покрытосеменных растений . . . 8 1061
Гецен М. В. Водоросли как конституционная основа жизни высокоширотных экосистем. 12 1641
Григорьева В. В. Морфология пыльцевых зерен представителей семейства *Linaceae* . . 10 1345
Гуричева Н. П., Демьянов В. А. О структуре аридных редколесий. Фитогенное поле *Amygdalus bucharica* (*Rosaceae*) . . . 9 1235
Данелия И. М., Косенко В. Н. Морфология пыльцы кавказских видов рода *Tulipa* (*Liliaceae*) . . . 3 293
Дидух Я. П. Сосновые леса Горного Крыма . . . 3 336
Дидух Я. П., Литвинская С. А., Новосад В. В. Ботанико-географическое районирование Крымско-Новороссийской провинции . . . 4 494
Догадина Т. В. О путях эволюции и родственных связях в пределах желтозеленых водорослей (*Xanthophyta*) . . . 4 462
Дорофеев В. И. Группы родства, возможные пути эволюции и распространение видов рода *Erysimum* (*Brassicaceae*) . . . 7 943
Дубовик О. Н., Дзыбов Д. С. Географический анализ видов рода *Astragalus* (*Fabaceae*) Крымско-Новороссийской провинции и их флорогенетические связи . . . 2 170

Жилин С. Г. О некоторых проблемах палеофлористики (гомотаксис и синхронизм) 7 905
Закиров П. К. Очерк растительности Ирака 8 1072
Ильинская И. А. К систематике и филогении семейства *Juglandaceae* 6 792
Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах 10 1380
Камелина О. П. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в сем. *Marantaceae* 4 480
Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений: экологические и филогенетические последствия 8 1049
Косенко В. Н. Возможные направления эволюции оболочки пыльцевого зерна в роде *Tulipa* (*Liliaceae*) 7 929
Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Вторичные покровы и эволюционные тенденции в развитии плода . . . 11 1497
Крысь О. П. Географический анализ флоры лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат 12 1669
Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники межгорной равнины и низкогорий в среднем течении реки Амгуэмы на западе Чукотского полуострова 2 159
Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Фотосинтетическая деятельность пустынных эфемероидов на юге Таджикистана 10 1389
Непомилуева Н. И., Дурягина Д. А. К истории лиственничников Среднего Тимана в голоцене (Коми АССР) 3 326
Николаева М. Г. Особенности прорастания семян голосеменных 12 1648
Оганезова Г. Г. Особенности анатомической структуры семени некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) в связи с их систематикой и филогенией 5 615
Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре восточной части Чукотского нагорья 11 1509
Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля 12 1700
Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Храмцов В. Н. К вопросу о зональности растительного покрова пустынь Казахстана и Средней Азии 1 17
Самородова-Бианки Г. Б., Витковский В. Л., Стрельцина С. А., Ростова Н. С. Использование многомерного анализа биохимических признаков для исследования отношений между видами рода *Malus* (*Rosaceae*) 2 145
Седова Т. В. Типы митоза и закономерности их распределения в различных классах зеленых водорослей (*Chlorophyta*) 4 470
Седова Т. В. Особенности поведения ядра и пиреноида у *Zygnema* (*Conjugatophyceae*, *Chlorophyta*) во время деления 5 593
Снигиревская Н. С., Шилкина И. А., Фуртес В. В. Палеоботаническое обоснование третичного возраста пород, датируемых докембрием или поздним палеозоем (Украина) 7 915
Субботин С. А. Ультраструктурные изменения в клетках корней *Glycine max* (*Fabaceae*) при поражении цистообразующей и галловой нематодами 3 315
Трифонова В. И., Зубкова И. Г. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Eriocapitella* и *Anemone* (секции *Sylvia* и *Anemone*, *Ranunculaceae*) в связи с их систематикой 1 3
Чернева О. В. Вопросы эволюции рода *Cousinia* (*Asteraceae*) 6 811
Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития 10 1363
Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* s. l. (*Iridaceae*) 6 804
Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение трибы *Ixieae* (*Iridaceae*) 12 1657

Сообщения

Абачев К. Ю. О малом жизненном цикле *Carex colchica* (*Cyperaceae*) 11 1547
Абрамова Л. И. Кариологическое изучение полиплоидных купен (*Polygonatum*, *Convallariaceae*), произрастающих на территории Советского Союза 5 652
Аветисян В. Е., Фурса Н. С. Значение низкомолекулярных соединений для систематики семейства *Brassicaceae* 2 192
Алексеев А. С. Анализ экологической структуры популяции *Picea abies* (*Pinaceae*) в условиях атмосферного загрязнения 9 1277
Бардунов Л. В. Восточноазиатские виды во флоре мхов Южной Сибири 5 636
Басаргин Д. Д. О дальневосточном эндемичном виде *Saussurea splendida* (*Asteraceae*): изменчивость морфологических признаков, ареал, вопросы охраны 9 1265
Басаргин Д. Д. Изменчивость и гомеорезис карпологических признаков *Saussurea maximowiczii* (*Asteraceae*) 12 1713
Беркутенко А. Н., Маленина М. О. Флора ботанического памятника природы — горы Замковой (среднее течение Колымы) 12 1737
Бокерия М. Р. О забытом виде *Colchicum* (*Colchicaceae*) из Абхазии 2 199

Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав	10	1415
Валетов В. В. Закономерности формирования биологической продукции фитоценозов осушенных болот	10	1431
Вейко Е. В. Изучение сезонной динамики фитопланктона в районе мидиевого хозяйства в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря	1	31
Верховская Н. Б. О растительности южного Сихотэ-Алиня в средневековье	11	1555
Ветрова З. И., Охапкин А. Г. Представители *Raphidophyta* в водоемах Советского Союза	5	631
Вилголаски Ф. Е. Зависимость первичной продуктивности от климатических и эдафических факторов	2	203
Вильбасте С. А. Сезонная динамика развития микроскопических бентосных водорослей в мелководных бухтах северо-восточной части Балтийского моря	4	516
Гвинианидзе З. И., Кутателадзе Ш. И. Гербарий Института ботаники имени Н. Н. Кецховели АН ГССР (Тбилиси)	3	396
Гельтман Д. В. Некоторые вопросы филогении видов подсекции *Urtica* рода *Urtica* (*Urticaceae*)	6	840
Гендельс Т. В. Морфологическое преобразование листа в роде *Sorbus* (*Rosaceae*)	1	57
Гендельс Т. В. Проводящая система листа у представителей рода *Magnolia* (*Magnoliaceae*)	5	667
Гладкова В. Н., Свешникова Л. И. К цитосистематике рода *Pyrus* (*Rosaceae*)	9	1261
Громыко Д. В. Сравнительно-анатомическое исследование пор на полях перекреста в древесине представителей сем. *Taxodiaceae* с помощью сканирующего электронного микроскопа	7	973
Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-max* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау	5	643
Гусейнова С. О. О биологии цветения и эмбриональных структурах *Parrotia persica* (*Hamamelidaceae*)	1	49
Деева Н. М. Сезонное развитие растений северо-запада плато Путорана	5	682
Деева Н. М. Сезонное развитие горных тундр и подгольцовых ольховников северо-западной части плато Путорана	8	1028
Десницкий А. Г. Влияние циклогексимида на клеточные деления у вольвокса	2	181
Димеева Л. А. Две формы *Atriplex fominii* (*Chenopodiaceae*) на осушенном дне Аральского моря	3	375
Добрынин А. П., Недолужко В. А., Саболдашев С. А., Стародубцев В. Н. *Quercus mongolica* (*Fagaceae*) на северной границе ареала	1	75
Ефимова И. Б. Зимний комплекс водорослей-эпифитов на литорали Мурмана (Баренцево море)	3	351
Игошина Т. И., Косицин А. В. Устойчивость к свинцу карбоангидразы *Melica nutans* (*Poaceae*)	8	1144
Исаков К. И. К биологии *Picea prostrata (Pinaceae)*	3	380
Кабиров Р. Р. Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории	12	1717
Камелина О. П., Хоралсурен Шухер, Проскурина О. Б. К эмбриологии *Incarvillea potaninii* (*Bignoniaceae*) и *Sphaerophysa salsula* (*Fabaceae*) флоры МНР	9	1248
Кобахидзе Л. А., Джаникашвили М. И. К эмбриологии *Arenaria lychnidea* (*Caryophyllaceae*)	11	1534
Козлов Л. Г., Ларионова Н. П. Подземная фитомасса и прочность дернины сеяных лугов на мелиорированных землях Карелии	4	522
Кравченко А. В. О второй генерации побегов у *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*)	10	1426
Кудряшова Г. Л. Кариосистематические заметки о кавказских видах рода *Allium* (*Alliaceae*)	6	829
Кузьменко Л. В., Макарова И. В. Диатомовые водоросли вод шельфа Гвинейской Республики	4	508
Левичев И. Г. О возрастной изменчивости и гибридизации у некоторых представителей *Gagea* (*Liliaceae*)	5	658
Ловелиус Н. В., Фирсов Г. А. Влияние наводнений на зимостойкость древесных растений в Ленинграде	2	207
Лукс Ю. А. Редкие и исчезающие растения Красных книг РСФСР и СССР в коллекции интродукционного питомника Ботанического сада БИН АН СССР на северо-востоке Карельского перешейка	1	62
Макарова И. В. К морфологии и таксономии *Actinocyclus octonarius* и *Coscinodiscus radiatus* (*Bacillariophyta*), выращенных в культуре	1	27
Малкина И. С., Цельникер Ю. Л. Сезонная динамика суммарного дыхания и дыхания поддержания у стволов лесных деревьев	8	1138
Матвиенко А. М. О редком виде *Phyllariochloris phacoides* (*Volvocales, Chlorophyta*)	3	347
Мейер-Меликян Н. Р., Воронова Н. Н. Пыльца покрытосеменных из барремских и аптских отложений Днепровско-Донецкой впадины	7	950
Мирославов Е. А., Красавкина И. М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах	3	368

Овчинникова С. В. Изучение пыльцы сибирских видов *Puccinellia* (*Poaceae*) для целей систематики . . . 11 1522
Огородникова В. Ф. Динамика ультраструктуры клеточных органелл тапетума *Triticum aestivum* (*Poaceae*) . . . 2 186
Орел Л. И., Удачин Р. А., Агафонова Н. А., Огородникова В. Ф. Морфологические и кариологические особенности *Triticum petropavlovskyi* (*Poaceae*) . . . 1 37
Орлова Н. И. Схема флористического районирования Вологодской области . . . 9 1270
Пешкова Н. В. Мозаика состояний разнотравно-вейниковых лугов поймы реки Хадыты (Южный Ямал) . . . 12 1727
Пожидаев А. Е. К вопросу о происхождении трех- и шестибороздных пыльцевых зерен в семействе *Lamiaceae* . . . 6 832
Полянская А. В. Изменение видового состава растительных сообществ дельты реки Самур под влиянием антропогенных факторов . . . 5 693
Попова Н. Н. Бриофлора заповедника «Галичья гора» и его окрестностей . . . 10 1408
Попова Т. Н., Земскова Е. А. Биосистематическое изучение видов группы *Suffruticosa* рода *Onosma* (*Boraginaceae*) . . . 6 835
Потемкин А. Д. *Lophozia alboviridis* и *L. decolorans* (*Hepaticae*) на Ямале . . . 8 1086
Пярн А., Трасс Х. Х. Эпифитные лишайники горных лесов хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье) . . . 3 358
Сафронова И. Н. Флора острова Колгуева . . . 11 1538
Седова Т. В. Особенности митоза у *Microspora stagnorum* (*Chlorophyta*) . . . 8 1082
Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) . . . 3 388
Сурова Т. Д. О сходстве в ультраструктуре пыльцы современных представителей родов *Sarcandra* и *Chloranthus* (*Chloranthaceae*) и нижнемеловой пыльцы *Stephanocolpites fredericksburgensis* . . . 7 956
Тарасевич В. Ф. О положении семейства *Lemnaceae* в системе цветковых растений по палинологическим данным . . . 7 959
Титов А. Н. *Pyrgidium (Lichenes, Caliciales)* — новый род во флоре СССР . . . 11 1537
Третяк П. Р. Ландшафтная экология важнейших доминантных видов растительного покрова высокогорья Украинских Карпат . . . 8 1109
Трифонова В. И., Зубкова И. Г. Сравнительно-анатомическое исследование черешка представителей рода *Cornus* s. l. (*Cornaceae*) в связи с его систематикой . . . 6 820
Трофимец В. И., Ипатов В. С. Средообразующая роль лишайникового и мохового покровов в сухих сосняках . . . 8 1102
Украинцева В. В. Новые палеоботанические и палинологические свидетельства раннеголоценового потепления климата в высоких широтах Арктики . . . 1 70
Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С. Структурные изменения древесины *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) в связи с условиями обитания . . . 5 675
Ханджян Н. С. Морфолого-анатомическое изучение семянок кавказских видов *Anthemis* (*Asteraceae*) . . . 7 978
Чупов В. С. Некоторые таксономически и филогенетически важные признаки строения тычинок . . . 7 965
Чупов В. С. Заметки о филогенетических связях некоторых групп однодольных . . . 8 1092
Шереметьев С. Н. О форме дневных ритмов элементов водного режима растений . . . 4 530
Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Водный режим и надземная фитомасса *Pulsatilla turczaninovii* (*Ranunculaceae*) и *Potentilla tanacetifolia* (*Rosaceae*) в восточной части МНР . . . 8 1150
Эльконин Л. А., Тырнов В. С. Гистологическое исследование каллусных культур *Sorghum caffrorum* (*Poaceae*) со стабильной регенерационной способностью . . . 1 44
Ющенкова Л. Н. Кислотность почвы как фактор синэкологических ареалов видов кустарничков и трав еловых лесов . . . 8 1120
Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) . . . 10 1400
Ястребов А. Б. О возможности использования сквозистости при исследовании кустарниковых сообществ . . . 1 79

Систематические обзоры и новые таксоны

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Neottioideae* и *Orchidoideae* . . . 7 1013
Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae*, *Gastrodieae*, *Epipogieae*, *Arethuseae* и *Coelogyneae* . . . 12 1757
Аверьянов Л. В., Ву Нгок Лонг. Род *Eria* во Вьетнаме. Секции *Bambusifoliae*, *Mycaranthes*, *Trichosma*, *Polyurae*, *Dendrolirium*, *Strongyleria*, *Pinalia* и *Urostachyae* 11 1583
Аветисян В. Е. Обзор системы сем. *Brassicaceae* флоры Кавказа . . . 7 1029
Аралбаев Н. К. Заметка о *Lappula coronifera* (*Boraginaceae*) . . . 5 707

Баррето А., Яковлев Г. П. Новые таксоны *Chamaecrista* (*Leguminosae — Caesalpinioideae*) с Кубы . . . 6 888
Баррето А., Яковлев Г. П. Заметки о роде *Senna* (*Fabaceae*) . . . 9 1294
Бочанцев В. П. Новые виды секции *Belanthera* рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*) . . . 2 237
Буданцев Л. Ю. Находка листьев *Macclintockia kovatschensis* в эоценовых отложениях Западной Камчатки . . . 6 851
Буданцев А. Л. Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* . . . 7 1004
Буданцев Л. Ю., Озеров И. А. Новые находки отпечатков листьев *Alangium* в палеоцено-эоценовых отложениях северо-востока СССР . . . 4 549
Габриэлян Э. Ц., Агабабян М. В. О забытом роде — *Chrysopappus* (*Asteraceae*) из Малой Азии . . . 7 990
Гельдиханов А. М. Заметки о зонтичных (*Apiaceae*) флоры Туркмении . . . 5 708
Гладкова В. Н. Обзор видов рода *Pyrus* (*Rosaceae*) флоры Кавказа . . . 6 874
Глезер З. И., Моисеева А. И., Макарова И. В. Новые таксоны класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) . . . 4 544
Головнева Л. Б., Абрамова Л. Н. Новые растения рарыткинской флоры (поздний мел, Корякское нагорье) . . . 7 995
Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т., Ха Тхи Зунг. Род *Panax* (*Araliaceae*) во флоре Вьетнама . . . 6 884
Гусейнов Ш. А. Новые и редкие виды семейства *Caryophyllaceae* во флоре Дагестана 2 234
Гусейнов Ш. А. Новый вид рода *Centaurea* (*Asteraceae*) из Дагестана . . . 3 429
Доронькин В. М. Обзор сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) . . . 3 409
Дубовик О. Н. Род *Centaurea* (*Asteraceae*) Крымско-Новороссийской провинции и некоторых прилежащих регионов . . . 11 1573
Егорова Т. В. Система рода *Carex* (*Cyperaceae*) флоры СССР . . . 6 858
Зуев В. В. Новый вид рода *Claytonia* (*Portulacaceae*) из Сибири . . . 1 99
Зуев В. В. К систематике семейства *Gentianaceae* в Сибири . . . 9 1296
Имханицкая Н. Н. Таксономическая заметка о *Juniperus excelsa* (*Cupressaceae*) . . . 3 402
Камелин Р. В., Махмедов А. М. Система рода *Phlomoides* (*Lamiaceae*) . . . 2 241
Камелин Р. В., Махмедов А. М. Новая система рода *Phlomis* (*Lamiaceae*) . . . 8 1163
Киричкова А. И. Таксономическая ревизия некоторых триасовых растений Восточного Урала . . . 9 1288
Котухов Ю. А. Новые виды рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*) из Южного Алтая . . . 3 416
Котухов Ю. А. Новые виды гибридогенного рода ×*Elymotrigia* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана . . . 12 1753
Красноборов И. М., Пшеничная И. Н. Новый вид рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) с Алтая. 11 1569
Левичев И. Г. Конспект рода *Gagea* (*Liliaceae*) Западного Тянь-Шаня . . . 2 225
Леонова Т. Г. Обзор семейства Ластовневых (*Asclepiadaceae*) Кавказа . . . 6 869
Макарова И. В. *Thalassiosira pseudomultipora* — новый вид семейства *Thalassiosiraceae* (*Bacillariophyta*) . . . 9 1285
Макарова И. В. Новый вид рода *Bacterosira*; *B. concavo-convexa* (*Thalassiosiraceae*, *Bacillariophyta*) . . . 11 1567
Маслова Н. П., Фотьянова Л. И. Ревизия *Platanus mabutii* (*Platanaceae*) и новые виды палеогеновых платанов Дальнего Востока . . . 5 699
Моисеева А. И., Невретдинова Т. Л. Новые семейство и род пресноводных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) . . . 4 539
Нгуен То Куен. Новые таксоны бамбуков (*Poaceae*, *Bambusoideae*) Вьетнама . . . 2 221
Николаев В. Я. Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Hieracium* — секции *Hieracium*, *Pannosa*, *Sparsiflora*, *Glauciformia* (*Asteraceae*) . . . 3 419
Николаев В. Я. Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Hieracium* — секции *Prenanthoidea*, *Schmalhauseniana*, *Foliosa*, *Sabauda*, *Umbellata*, *Tridentata* (*Asteraceae*) . . . 4 556
Пешкова Г. А. О *Corydalis pauciflora* sensu lato (*Fumariaceae*) . . . 1 84
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Новые виды и флористические находки из семейства *Umbelliferae* (Центральный Тянь-Шань) . . . 1 89
Потемкин А. Д. Род *Tritomaria* (*Lophoziraceae*, *Hepaticae*) на Ямале . . . 12 1742
Проскурин К. П., Викулин С. В. Новый вид *Epacridicarpum rossicum* (*Epacridaceae*) из раннеолигоценовой флоры села Пасекова Воронежской области . . . 2 215
Росков Ю. Р. Новые виды и новые номенклатурные комбинации в родах *Lupinaster*, *Chrysaspis*, *Trifolium* и *Amoria* (*Fabaceae*) . . . 5 715
Рубина Н. В., Хурсевич Г. К. Новые представители рода *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) из позднего олигоцена Западной Сибири . . . 11 1565
Саксонов С. В. Новый вид рода *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) с Жигулей . . . 8 1168
Самылина В. А. *Grenana* — новый род семенных папоротников из юрских отложений Средней Азии . . . 6 846
Соколова И. В. Новые виды рода *Cerastium* (*Caryophyllaceae*) с Кавказа . . . 10 1449
Тахтаджян А. Л. *Mystropetalaceae* — новое семейство порядка *Balanophorales* . . . 5 697
Темнискова-Топалова Д. Н., Огнянова-Руменова Н. Г. Новый вид рода *Pontodiscus* (*Bacillariophyta*) . . . 9 1286

Халилов И. И. Новый вид рода *Crambe* (*Cruciferae*) из Афганистана 8 1169
Халилов И. И. Новый вид рода *Crambe* (*Brassicaceae*) из Нахичеванской АССР . . . 11 1572
Хурсевич Г. К., Баженова О. П. Новая разновидность рода *Stephanodiscus alpinus* (*Bacillariophyta*) в планктоне реки Енисей 3 401
Хурсевич Г. К., Моисеева А. И., Козыренко Т. Ф., Рубина Н. В. Новые таксоны рода *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) из неогеновых пресноводных отложений СССР. 10 1439
Шишкина М. А. Два новых вида рода *Phoenicopsis* (*Czekanowskiopsida*) из юрских отложений Канско-Ачинского угольного бассейна 7 1000
Штефырца А. Г. Семейства *Fagaceae* и *Aquifoliaceae* раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия) 10 1442

Флористические находки

Абрамов Н. В. О произрастании *Carex arnellii* (*Cyperaceae*) в Марийской АССР . . . 1 103
Абрамов Н. В., Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений для флоры Среднего Поволжья и Марийской АССР 2 270
Аверьянов Л. В., Зыонг Дык Гуен. Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама 5 721
Белковская Т. П. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Пермской области 11 1597
Березуцкий М. А., Забалуев А. П., Рябова Т. П. Новые и редкие виды растений Саратовской области 12 1772
Величкин Э. М., Булохова Н. А. О некоторых новых и редких для Брянской области видах растений 4 571
Гадач Э., Стойко С. М., Тасенкевич Л. А. *Lamium maculatum* subsp. *cupreum* (*Lamiaceae*) — новый подвид яснотки для флоры СССР 2 273
Гнатченко Е. В., Русанов Н. Ф. Новое местонахождение *Rhus coriaria* (*Anacardiaceae*) 3 435
Голубев В. Н., Сазонов А. В. Новые флористические находки в горном Крыму . . . 8 1174
Григорьевская А. Я. Флористические находки в Центрально-Черноземном районе. 3 432
Гуджинскас З. А. Новые данные о роде *Artemisia* (*Asteraceae*) во флоре Литвы. 8 1171
Гуджинскас З. А. Род *Sida* (*Malvaceae*) во флоре СССР 11 1594
Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г. Флористические находки в Иркутской области 12 1778
Игнатов М. С. О некоторых растениях Пинежского района Архангельской области. 2 272
Колаковский А. А., Адзинба З. И., Читанава С. М. Флористические находки в Абхазии. 10 1452
Комжа А. Л., Попов К. П. Новые данные об адвентивной флоре Северной Осетии. 1 108
Константинова Н. А. Новые находки редких видов печеночников из Мурманской области (северо-запад СССР) 9 1306
Кудрин С. Г. Водные реликты Хинганского государственного заповедника 10 1461
Лавренко А. Н., Кустышева А. А. Новые и редкие для Коми АССР виды адвентивных растений 2 267
Лодзиня И. А. *Isolepis setacea* (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Латвии 1 104
Лякавичюс А. А. Новые и редкие виды растений Литвы 2 252
Морозов В. В., Кулиев А. Н. Материалы к познанию флоры Югорского полуострова и хребта Пай-Хой 11 1603
Новиков В. С. Новые для флоры Азербайджанской ССР виды рода *Juncus* (*Juncaceae*) 1 101
Папченков В. Г. О флористических находках в Марийской АССР 12 1773
Папченков Н. С., Попова Е. Н. Дополнение к флоре заповедника «Дунайские плавни». 1 105
Попова Т. Н., Гуджинскас З. А., Земскова Е. А. Род *Amsinckia* (*Boraginaceae*) во флоре СССР 2 276
Ракова М. В. *Liparis krameri* (*Orchidaceae*) новый вид для флоры СССР из заповедника «Кедровая падь» (Приморский край) 12 1780
Росков Ю. Р. *Amoria pallescens* (*Fabaceae*) — новый вид для флоры СССР . . . 9 1309
Саксонов С. В., Плаксина Т. И. Новый для флоры Среднего Поволжья вид хвоща — *Equisetum×trachyodon* (*Equisetaceae*) 2 251
Саксонов С. В., Цвелев Н. Н. Находки новых для флоры Жигулевского государственного заповедника видов злаков (*Poaceae*) 9 1306
Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Харовые водоросли (*Charophyta*) Северного Казахстана 4 564
Степанов Н. В. Флористические находки в Красноярском крае 5 725
Суханкулиев Х. К. Находка *Zeuxine strateumatica* (*Orchidaceae*) в Туркменистане. 5 724
Таманян К. Г. Три новых для Советского Союза вида рода *Cousinia* (*Asteraceae*). 6 894
Третьяков Д. И. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии. 2 255
Уланова К. П. Новые местонахождения многоцветковой формы *Adonis amurensis* (*Ranunculaceae*) 10 1458
Федина Л. А. Новые виды сосудистых растений Уссурийского заповедника 5 729
Чечеткина Л. Г. Флористические находки в северном Забайкалье 10 1455
Юрова Э. А. Находки редких видов сосудистых растений на территории Новгородской области 12 1768

Методика ботанических исследований

Алексеев А. С., Тарасов Е. В., Гутман Т. С. Прогнозирование состояния деревьев в зонах атмосферного загрязнения . . . 10 1467

Горин В. И., Савкина С. Н. К вопросу о корреляции между проективным покрытием и массой травянистых растений . . . 1 111

Миничева Г. Г. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей . . . 11 1611

Озолинчюс Р. В. Сезонная ритмика роста побегов древесных растений и методика ее определения . . . 8 1178

Сиренко И. П., Бухтиярова Л. Н. Применение информационной системы для флористико-систематических и эколого-биологических исследований диатомовых водорослей . . . 5 732

Скупченко В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа . . . 10 1463

Титов Ю. В. Анализ экониш видов в удобряемом луговом сообществе . . . 4 573

Охрана растительного мира

Андриенко Т. Л. Ботанические аспекты заповедного дела на современном этапе. 9 1312

Антипин В. К., Токарев П. Н. Болота — памятники природы Карелии . . . 5 738

Числа хромосом

Васильева И. М. Числа хромосом некоторых видов рода *Aquilegia* (*Ranunculaceae*) флоры СССР . . . 9 1319

Закирова Р. О., Нафанаилова И. И. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Казахстана . . . 3 438

Красников А. А., Ломоносова М. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Новосибирской области. I . . . 1 116

Красников А. А., Шауло Д. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Новосибирской области. II . . . 1 118

Крюгель Т. С. Числа хромосом некоторых видов рода *Cotoneaster* и межродового гибрида ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (*Rosaceae*) . . . 3 437

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений европейского северо-востока СССР . . . 9 1319

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Урала (Коми АССР) . . . 11 1622

Малаха Е. В. Числа хромосом некоторых видов из родов *Ranunculus* и *Batrachium* (*Ranunculaceae*) флоры советского Дальнего Востока . . . 1 121

Никифорова О. Д. Числа хромосом некоторых сибирских видов родов *Vicia* (*Fabaceae*) и *Beckmannia* (*Poaceae*) . . . 1 121

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР . . . 11 1619

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР . . . 12 1783

Семеренко Л. В. Числа хромосом некоторых цветковых растений Березинского биосферного заповедника (БССР) . . . 2 279

Сорокин С. Н. Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* северо-запада европейской части СССР . . . 8 1185

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края . . . 1 123

Потери науки

Арыстангалиев С. А., Ролдугин И. И. Памяти Бориса Александровича Быкова (15 XII 1910—14 V 1990) . . . 11 1633

Бирюкова Е. Г., Ильина Н. С., Матвеев В. И., Устинова А. А. Памяти Виктора Евгеньевича Тимофеева . . . 9 1326

Мурадов К. М., Коган Ш. И., Говорухина В. А. Василий Васильевич Никитин (1906—1988) . . . 2 283

Штина Э. А. Памяти М. М. Голлербаха (к годовщине со дня смерти) . . . 4 580

Юрцев Б. А., Сумерина И. Ю. Памяти Веры Даниловны Александровой (30 VIII 1910—16 I 1989) . . . 8 1198

Юбилеи и даты

Магомедова М. А., Шиятов С. Г. Профессор Павел Леонидович Горчаковский (к 70-летию со дня рождения) . . . 10 1473

1799

Немыкин В. В., Немыкина И. А. Рудольф Эрнестович Траутфеттер (1809—1889) . . . 9 1322
Сыроечковский Е. Е., Васильев Н. Г., Рогачева Э. В., Шефтель Б. И. Куваев Владимир Борисович (к 70-летию со дня рождения) . . . 8 1186
Эйдельман З. М. Памяти Г. Е. Спангенберга-Спагорова (к 100-летию со дня рождения) 5 743

Критика и библиография

Васильченко И. Т. (*Рецензия*). Флора Ирана. Вып. 164 1989 . . . 6 900
Войтенко В. Ф. *К. Р. Гунн, К. А. Ритчи.* Идентификация диссеминул, включенных в Федеральный Акт о ядовитых сорняках. 1988 . . . 11 1625
Доронькин В. М. *М. Зохари.* Растения Библии: полный справочник. 1986 . . . 2 286
Жилин С. Г. Таксоны, названные в честь академика А. Л. Тахтаджяна . . . 7 1035
Жилин С. Г., Снигиревская Н. С. Опубликованные работы А. Л. Тахтаджяна начиная с 1982 г. . . . 7 1033
Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М. (*Рецензия*). Экология высокогорий (Материалы международного симпозиума. Тбилиси — Казбеги, 1984 г.). 1988 . . . 9 1331
Караева Н. И., Джафарова С. К., Мухтарова Ш. Дж. *И. В. Макарова.* Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. 1988 . . . 12 1787
Кирпичников М. Э. Исключительной важности труд (к завершению 7-томного издания, посвященного литературе по таксономии). (*Рецензия*) . . . 7 1037
Комарова Т. А. *В. В. Петров.* Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. 1989 . . . 4 588
Матвеев В. И., Ильина Н. С. (*Рецензия*). Красная книга РСФСР (растения). 1988 11 1627
Матвеева Е. П. (*Рецензия*). Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. 1987 . . . 1 128
Миркин Б. М., Злобин Ю. А. *М. Х. Ахтямов, С. М. Кремлев, Ким Ен Гель.* Пойменные луга среднеамурской равнины. Синтаксономия, динамика, экологическая физиология. 1989 . . . 10 1477
Миркин Б. М., Ишбирдин А. Р. (*Рецензия*). Биолого-экологические шкалы к флоре ГДР. 1988 . . . 1 126
Миркин Б. М., Ишбирдин А. Р. (*Рецензия*). Красная книга растительности Шлезвиг-Гольштейна. 1988 . . . 12 1789
Работнов Т. А. *Дж. Грайм, Дж. Ходгсон, Р. Хант.* Сравнительная экология растений. Функциональный подход к обычным британским видам. 1988 . . . 1 124
Сентемов В. В. Материалы к «Красной книге» Удмуртии. Редкие и исчезающие виды растений и животных Удмуртии. 1988 . . . 5 747
Юсуфов А. Г. *В. В. Полевой.* Физиология растений. Учебник для биологических специальностей высших учебных заведений. 1989 . . . 11 1629

Хроника

Виноградова К. Л. Зиновские чтения в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград) . . . 1 132
Доронькин В. М. О подготовке «Словаря ботаников Сибири» . . . 10 1485
Игнатьева М. Е. Рабочее совещание «Изучение флоры городов» . . . 9 1335
Макарова И. В., Гусляков Н. Е. Третья Всесоюзная школа диатомологов (Одесса, 7—12 сентября 1987 г.) . . . 10 1486
Сергиенко В. Г. Учредительный съезд Общества лесоводов СССР . . . 5 750
Троицкая Е. А., Степанова Е. Г. О сессии Научного совета АН СССР по программе «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование» . . . 1 133
Шафранова Л. М. «Архитектоника растений и жизненные формы» (конференция памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых) . . . 11 1637

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Васильева Л. Н. Приморское отделение Всесоюзного ботанического общества (ПО ВБО) в 1989 году . . . 9 1338
Устинова А. А. 40 лет Куйбышевскому отделению ВБО . . . 1 139

Письма в редакцию

Войтенко В. Ф. По поводу письма в редакцию «Некоторые замечания о работе ВБО» (Бот. журн. 1989, № 12) . . . 8 1204
Юрцев Б. А. В редколлегию Ботанического журнала (по поводу письма В. Ф. Войтенко). 8 1206

CONTENTS

Page

Getsen M. V. Algae as constitutional basis of life of high latitudinal ecosystems 1641

Nikolaeva M. G. The characteristic features of seed germination in gymnosperms 1648

Shneyer V. S. The serotaxonomic study of the tribe *Ixieae* (*Iridaceae*) 1657

Krys O. P. The geographical analysis of meadow flora of the mountain-forest belt of the Ukrainian Carpathians 1669

Boiko M. F. Types of life strategies of bryophytes in the steppe zone 1681

Biazrov L. G. Lichen sinusia of meadow petrophyte steppe in the Eastern Khangai (Mongolia) 1690

Polozova T. G. Life forms of the shrub species of *Salix* (*Salicaceae*) on the Wrangel Island 1700

COMMUNICATIONS 1713

Basargin D. D. The variability and homoeorhesis of carpological features of *Saussurea maximowiczii* (*Asteraceae*) 1713

Kabirov R. R. Algosinusia of southern taiga and their changes in the course of industrial development of the territory 1717

Peshkova N. V. The mosaic of states of herb-reedgrass meadows of the Khadyty river flood-plain (the Southern Yamal) 1727

Berkutenko A. N., Malenina M. O. Flora of the Zamkovaya mountain (the middle course of the Kolyma river), the botanical monument of nature 1737

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1742

Potemkin A. D. The genus *Tritomaria* (*Lophoziaceae, Hepaticae*) in Yamal 1742

Kotukhov Ju. A. The new species of the hybridogenous genus × *Elymotrigia* (*Poaceae*) from the Western Kazakhstan 1753

Averyanov L. V. The system of orchids (*Orchidaceae*) of the Vietnamese flora. The subfamily *Epidendroideae*, the tribes *Vanilleae, Gastrodieae, Epipogieae, Arethuseae* and *Coelogyneae* 1757

FLORISTIC FINDINGS 1768

Yurova E. A. Findings of the rare species of vascular plants in the Novgorod region 1768

Berezutsky M. A., Zabalujev A. P., Rjabova T. P. New and rare plant species in the Saratov region 1772

Papchenkov V. G. On floristic findings in the Mari Autonomous Soviet Socialist Republic 1773

Zarubin A. M., Ivelskaya V. I., Lyakhova I. G. Floristic findings in the Irkutsk region . . . 1778

Rakova M. V. *Liparis krameri* (*Orchidaceae*) from the «Kedrovaya pad'» reserve (Primorye Territory), a new species for the flora of the USSR 1780

CHROMOSOME NUMBERS 1783

Rudyka E. G. Chromosome numbers of vascular plants from the various regions of the USSR 1783

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1787

Karayeva N. I., Dzhafarova S. K., Mukhtarova Sh. Dzh. *I. V. Makarova.* Diatom algae of seas of the USSR: the genus *Thalassiosira* Cl. 1988 1787

Mirkin B. M., Ishbirdin A. R. (*A review*). The Red book of the Schlesvig-Holstein vegetation. 1988 1789

Index to the volume 75 (1990) 1793

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Гецен М. В. Водоросли как конституционная основа жизни высокоширотных экосистем 1641
Николаева М. Г. Особенности прорастания семян голосеменных 1648
Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение трибы *Ixieae* (*Iridaceae*) 1657
Крысь О. П. Географический анализ флоры лугов горно-лесного пояса Украинских Карпат 1669
Бойко М. Ф. Типы жизненных стратегий мохообразных степной зоны 1681
Бязров Л. Г. Лишайниковые синузии луговой петрофитной степи Восточного Хангая (МНР) 1690
Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля 1700

СООБЩЕНИЯ 1713

Басаргин Д. Д. Изменчивость и гомеорезис карпологических признаков *Saussurea maximowiczii* (*Asteraceae*) 1713
Кабиров Р. Р. Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории 1717
Пешкова Н. В. Мозаика состояний разнотравно-вейниковых лугов поймы реки Хадыты (Южный Ямал) 1727
Беркутенко А. Н., Маленина М. О. Флора ботанического памятника природы — горы Замковой (среднее течение Колымы) 1737

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1742

Потёмкин А. Д. Род *Tritomaria* (*Lophoziaceae, Hepaticae*) на Ямале 1742
Котухов Ю. А. Новые виды гибридогенного рода × *Elymotrigia* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана 1753
Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae, Gastrodieae, Epipogieae, Arethuseae* и *Coelogyneae* 1757

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1768

Юрова Э. А. Находки редких видов сосудистых растений на территории Новгородской области 1768
Березуцкий М. А., Забалуев А. П., Рябова Т. П. Новые и редкие виды растений Саратовской области 1772
Папченков В. Г. О флористических находках в Марийской АССР 1773
Зарубин А. М., Ивельская В. И., Ляхова И. Г. Флористические находки в Иркутской области 1778
Ракова М. В. *Liparis krameri* (*Orchidaceae*) — новый вид для флоры СССР из заповедника «Кедровая падь» (Приморский край) 1780

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1783

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР 1783

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1787

Караева Н. И., Джафарова С. К., Мухтарова Ш. Дж. *И. В. Макарова.* Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. 1988 1787
Миркин Б. М., Ишбирдин А. Р. (*Рецензия*). Красная книга растительности Шлезвиг-Гольштейна. 1988 1789

Указатель тома 75 (1990) 1793

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 12. 1641—1800